АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX, вып. 2

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1951

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

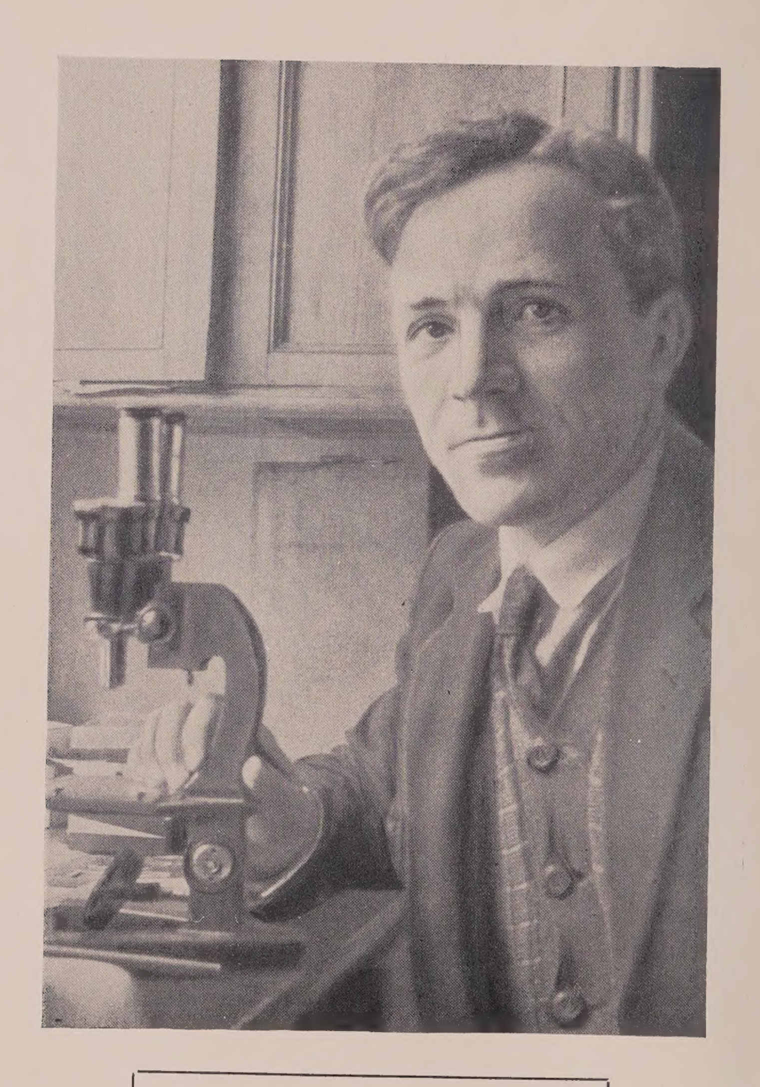
ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

1951

ТОМ XXX — март — апрель — ВЫПУСК 2

Адрес редакции:

Москва, 9, ул. Герцена, 6, Биолого-почвенный институт
Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова
Редакция зоологического журнала



Алексей Алексеевич Захваткин
1.XII 1906 — 14.XII. 1950

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 2

АЛЕКСЕЙ АЛЕКСЕЕВИЧ ЗАХВАТКИН

1. XII. 1906 — 14. XII. 1950

14 декабря 1950 г. скоропостижно скончался заместитель редактора Зоологического журнала профессор Алексей Алексеевич Захваткин, один из наиболее талантливых представителей нашей биологической науки. Смерть прервала жизненный путь Алексея Алексеевича в возрасте 44 лет, в самом разгаре его многосторонней и кипучей деятельности — научной, педагогической, общественной и административной.

Недолгая жизнь Алексея Алексеевича была целиком посвящена напряженному творческому труду. Исключительно велики его заслуги перед Родиной, и глубок след, оставленный им в науке. Под свежим впечатлением тяжелой утраты нет возможности дать исчерпывающую оценку всего, что сделано им, и мы вынуждены ограничиться лишь кратким очерком жизни и деятельности нашего покойного товарища и друга.

Как и многие другие выдающиеся биологи, Алексей Алексеевич почувствовал интерес к живой природе очень рано — еще на школьной скамье. Этот интерес привел юного биолога в стены Московского университета: в 1920 г., в возрасте всего лишь 14 лет, он уже работает в гербарии Ботанического института под руководством проф. Д. П. Сырейщикова, нашего известного флориста, знатока московской флоры. В результате этих занятий Алексей Алексеевич основательно познакомился с систематикой высших растений, и приобретенные знания сильно пригодились ему в дальнейшем, хотя он и не стал специалистом-ботаником.

Вскоре обнаружилось, что юного натуралиста еще больше, чем ботаника, интересует зоология, а из всех зоологических отраслей наиболее привлекает энтомология. В 1921 г. Алексей Алексеевич, еще будучи школьником, начал работать в Зоологическом музее. Директор музея проф. Г. А. Кожевников, всегда бывший сторонником широкого привлечения к науке молодежи, не посчитался с формальностями и охотно предоставил начинающему энтомологу рабочее место в своей лаборатории. Его руководителями, помимо самого Г. А. Кожевникова, были И. И. Ежиков и Е. С. Смирнов. Здесь же он встретился и подружился еще с тремя энтомологами — Б. С. Кузиным, Б. Б. Родендорфом и А. Н. Желоховцевым. Сделавшись нашим общим другом, Алексей Алексеевич остался им до конца своих дней.

С первых же шагов Алексея Алексеевича на новом поприще всем нам стало ясно, что перед нами человек, одаренный талантом исследователя — систематика и морфолога. Быстро освоившись с избранной им самим обширной группой Cicadina, Алексей Алексеевич в течение немногих лет стал общепризнанным специалистом-гемиптерологом. Уже в 1924 г. он опубликовал свою первую статью, посвященную установлению и описанию нового рода Jassidae из Средней Азии. Несмотря на молодость автора, работа была выполнена образцово. Вслед за этой Алексей Алексеевич напечатал и вторую статью — описание нового вида Philaenus (1925). Так началась его работа энтомолога. В те же годы,

начиная с 1923 г., т. е. с момента окончания школы, и до 1926 г., он учился на биологическом отделении тогдашнего физико-математического факультета, уделяя особое внимание зоологическим дисциплинам.

Далее началась новая полоса жизни и деятельности Алексея Алексеевича. В мае 1926 г. его пригласил на работу В. И. Плотников, заведывавший в то время Узбекской опытной станцией защиты растений в Ташкенте. На этой станции, прекрасно поставленной В. И. Плотниковым, для Алексея Алексеевича открылось широкое поле научной и практической деятельности. В короткое время он выполнил ряд ценных работ — главным образом по паразитам кубышек вредных саранчовых. Среди них на первое место надо поставить его большую монографию, первая часть которой была опубликована в 1931 г., а вторая — в 1934 г.[1]. В этой работе исчерпывающим образом освещены вопросы систематики и биологии жуков-нарывников и мух-жужжал, в громадном количестве истребляющих кубышки вреднейших видов саранчовых — марокккской кобылки, оазисного и богарного прусиков, азиатской саранчи и пр. Работа велась А. А. Захваткиным с равной интенсивностью в полевых условиях (Дальверзинская степь, Хатырчинский и Кара-Дарьинский районы) и в лабораторной обстановке. В полевых условиях Алексей Алексеевич проявил себя как неутомимый и тонкий наблюдатель, сумевший выяснить сложные, запутанные жизненные циклы паразитов; в лабораторной обстановке, при обработке материала, обнаружились в полной мере его таланты систематика и морфолога, а сверх того и незаурядного художника-графика. Обильно снабженная превосходными рисунками монография Алексея Алексеевича служила и продолжает служить настольной книгой для всякого энтомолога, работающего по саранчовым и их паразитам.

Можно сказать, что за годы, проведенные в Средней Азии, Алексей Алексеевич сформировался как энтомолог, одинаково сведущий в теоретической и в практической стороне своей специальности. Одновременно он быстро повышался и в ранге — от лаборанта до заведующего паразитологической лабораторией станции, тем временем преобразованной в Среднеазиатский институт защиты растений.

Основное направление своих работ Алексей Алексеевич сохранил и во Всесоюзном институте защиты растений ВАСХНИЛ (Ленинград), куда он перешел в 1931 г. на должность старшего научного сотрудника саранчового отдела. За два года работы в этом институте он совершил четыре большие экспедиции — в Азербайджан, на Северный Кавказ (дважды) и в Восточную Сибирь, продолжая и в новых условиях интенсивно работать по паразитам вредных саранчовых.

Следующий, четвертый период деятельности Алексея Алексеевича начался с 1933 г. В начале этого года он вернулся в родной Московский университет, будучи приглашен на работу в лабораторию энтомологии (руководимую тогда акад. Н. М. Кулагиным) Научно-исследовательского института зоологии. Здесь, после кратковременного изучения вредителей древесины, он приступил к той работе, которой он отдал семь лет своей жизни и которая доставила ему широкую известность.

В начале 30-х гг., в связи с резким повышением урожайности наших полей и быстрым ростом запасов товарного зерна, имело место массовое размножение вредителей, особенно амбарных (хлебных) клещей. Энтомологическая наука оказалась неподготовленной к тому, чтобы справиться с неожиданно вставшей перед ней ответственнейшей задачей сохранения зерна от полчищ амбарных вредителей. Главная причина этой неподготовленности заключалась в совершенно недостаточном уровне

---

[1] «Паразиты кубышек вредных саранчовых Средней Азии», изд. Ср.-Аз. Ин-та защ. растений, № 23, 190 стр., 110 рис.; «Мухи — паразиты саранчовых», сб. «Саранчовые Средней Азии», изд. САОГИЗ, 58 стр., 75 рис.

наших знаний о клещах. Тем самым не было и достаточной опоры для успешной борьбы с едва известным врагом.

В этот момент лаборатория энтомологии всем своим коллективом взялась за разработку теоретического обоснования мероприятий по борьбе с хлебными клещами. С самого же начала в нашей группе выделились в качестве основных работников З. С. Родионов и А. А. Захваткин. На З. С. Родионова пала вся тяжесть работ хозяйственно-экологического характера, а на А. А. Захваткина — систематика и полевая экология клещей.

Уже в начальной стадии этих работ обнаружилась полная несостоятельность ходячих представлений о биологии и систематике клещей. Вопреки общепринятому мнению, оказалось, что основные вредные виды (в том числе и мучной клещ Tyroglyphus farinae L.) не могут считаться обязательными синантропами, приуроченными только к условиям складов, но прекрасно существуют и на полях, в естественных, природных условиях. Это обстоятельство, с особой тщательностью выясненное Алексеем Алексеевичем в его статье «О распространении хлебных клещей в полевых условиях» (1936), потребовало выработки новых хозяйственных мероприятий, которые должны были воспрепятствовать циркуляции клещей с полей на склады и обратно. Такого рода мероприятия и были совместно разработаны А. А. Захваткиным и З. С. Родионовым.

Еще больший переворот произошел в наших представлениях о составе фауны вредных амбарных клещей. Оказалось, что объем этой фауны измеряется не тремя-четырьмя видами, как это принято было считать до тех пор, а несколькими десятками видов. Поскольку же каждый вид имеет свою экологию, свои специфические требования к условиям обитания, постольку и все мероприятия, как профилактические, так и истребительные, должны были быть ориентированы соответственным образом. Заслуга раскрытия доселе неизвестной и вместе с тем чрезвычайно богатой фауны амбарных клещей, равно как и ее систематического исследования, всецело принадлежала Алексею Алексеевичу. В серии опубликованных им трудов, посвященных системе и постэмбриональному развитию тироглифоидных клещей, Алексей Алексеевич заложил прочную основу этой отрасли акарологии. Среди его трудов заслуживают быть особо отмеченными два — «Исследования по сравнительной морфологии, истории развития и систематике тироглифоидных клещей» (докторская диссертация, блестяще защищенная А. А. в 1939 г.) и монография «Тироглифоидные клещи», изданная Зоологическим институтом Академии Наук СССР в серии «Фауна СССР» (1941 г.).

В первой из этих двух монографий, имеющей более теоретический характер, были раскрыты чрезвычайно важные для сравнительной морфологии и систематики Arachnoidea черты общей организации Acarina, в частности — наличие метамерной основы тела и анаморфный характер развития актинохитиновых клещей. Совершенной неожиданностью было обнаружение Алексеем Алексеевичем в названной группе клещей глубоко примитивного трилобитного характера тагмозиса, в отличие от арахноидного тагмозиса другой крупной группы — Parasitiformes. Все эти открытия нашли широкое признание со стороны морфологов, о чем свидетельствует хотя бы то внимание, которое уделяется результатам, полученным Алексеем Алексеевичем, в известном курсе «Сравнительной анатомии беспозвоночных» проф. В. Н. Беклемишева.

Вторая монография Алексея Алексеевича, изданная в «Фауне СССР», должна рассматриваться как классическое произведение в области систематики не только клещей, но и животных вообще. Следует учесть, что до акарологических работ Алексея Алексеевича систематика всей группы клещей, а в частности и тироглифоидных, находилась в самом жалком состоянии, будучи основанной на весьма поверхностных работах Удеманса. Этот автор, опираясь на односторонне выбран-

ные, случайные признаки, разделил свободноживущих Acaridiae на 21 семейство. Алексей Алексеевич, приступая к своей систематической работе, предварительно занялся всесторонним исследованием организации и развития клещей, благодаря чему раскрылись, как говорит сам Алексей Алексеевич, «богатейшие фонды признаков, долженствующие быть использованными для правильного понимания сходственных отношений...». В результате такой объективной оценки, вместо 21 семейства Удеманса, оказались реально существующими в природе только четыре семейства. Три из этих четырех семейств, объединенные А. А. в надсемейство Tyroglyphoidea, подверглись им полной ревизии и составили предмет данной монографии. Об объеме работы, выполненной автором, можно судить хотя бы по числу устанавливаемых им новых родов и видов, которых соответственно 19 (из общего числа 58) и 55 (из общего числа 194). Впрочем, этот критерий неточен: в сущности говоря, все родовые и видовые характеристики были здесь пересоставлены Алексеем Алексеевичем заново — на основе вновь введенных им признаков.

Каково значение данного труда для теории и практики, можно видеть хотя бы из двух примеров, приводимых самим автором: «Хорошей иллюстрацией масштаба и характера тех изменений, которые пришлось сюда внести, может служить пример так называемого Tyroglyphus mycophagus авторов. Он оказался при детальном изучении конгломератом из пяти видов, относящихся к двум разным родам, причем его амбарный, сильно вредящий представитель должен был быть признан за новый вид (Caloglyphus rodionovi A. Z.). Другой аналогичный пример дал «удлиненный» амбарный клещ — Tyrophagus longior, распавшийся при первом же прикосновении к нему более отточенного, чем обычно, морфолого-экологического исследования на пять видов, два из которых оказались широко распространенными вредителями зерна (T. noxius A. Z. и T. perniciosus A. Z.)» [2]

Отсюда видно также, насколько необходимы тонкие систематические изыскания для решения вопросов, непосредственно связанных с самыми насущными потребностями хозяйственной практики. Ведь только глубокое проникновение в детали строения тела клещей позволило Алексею Алексеевичу с уверенностью различать даже самые близкие виды. И он вправе был сказать по адресу скептиков, недооценивающих значение систематического анализа: «Таким образом, тот самый «подсчет щетинок на ножках», который служит излюбленным примером никчемности морфолого-систематических занятий и вызывает к себе ироническое отношение даже в нашей научной среде, вылился в могущественный и необыкновенно продуктивный прием акарологического исследования» [3].

В результате работ энтомологической лаборатории была создана теоретическая основа для практики борьбы с амбарными клещами.

А. А. Захваткину и З. С. Родионову, как руководящим работникам нашей группы, была в 1941 г. присуждена Сталинская премия — «за работы по биологии и систематике амбарных клещей и за разработку методов борьбы с ними», как сказано в постановлении правительства.

В октябре 1939 г. Алексей Алексеевич был утвержден в ученой степени доктора биологических наук, а в июле 1941 г. — в ученом звании профессора по кафедре энтомологии.

По мере расширения и углубления акарологических работ Алексей Алексеевич стал все больше и больше вовлекать в сферу своей научной деятельности студенческую молодежь. У него появились многочисленные ученики. Вокруг Алексея Алексеевича стали также концентрироваться и работники различных учреждений, избиравшие клещей предме-

---

[2] «Некоторые итоги и перспективы развития сельскохозяйственной и общей акарологии в СССР», «Зоол. журн.», т. XXVI, вып. 5, 1947.

[3] Та же статья.

том своих специальных занятий. Так мало-помалу сложилась большая акарологическая школа, которая сыграла и продолжает играть выдающуюся роль в нашей науке. Сам же Алексей Алексеевич, постепенно раздвигая рамки своей тематики, овладевал все новыми и новыми группами клещей — орибатоидными, а затем и гамазоидными, в том числе паразитическими Laelaptidae, примитивными свободноживущими Rhodacaridae, паразитическими Liponyssidae и др.

Такое расширение акарологической тематики привело Алексея Алексеевича к общей ревизии системы клещей в целом, которая выразилась прежде всего в упразднении Acarina как единицы естественной системы и в установлении трех самостоятельных «клещевых» отрядов: Acariformes, Parasitiformes и Opilioacarina. Вместе с тем наметились и естественные связи этих отрядов с другими отрядами класса паукообразных.

Все больше и больше увлекаясь, наряду с научной, также и преподавательской работой, Алексей Алексеевич сделался одним из основных преподавателей кафедры энтомологии. Им были созданы новые, совершенно оригинальные курсы, читавшиеся в течение ряда лет. Эти курсы возникали в органической связи с его собственными научными интересами и исследованиями. Так возник, например, курс акарологии, который теперь, после кончины Алексея Алексеевича, ведется его учеником А. Б. Ланге. В этом курсе синтетически объединены система клещей, общий обзор их организации, биологический очерк и оценка их вредоносной деятельности. Основное достоинство этого курса заключается в том, что он почти целиком построен на оригинальных работах автора.

Не меньшую ценность имеют и эмбриологические курсы Алексея Алексеевича — эмбриология членистоногих и сравнительная эмбриология, создававшиеся им в течение многих лет. Интерес к вопросам индивидуального развития возник у Алексея Алексеевича очень рано — еще в ту пору, когда он работал по паразитам саранчовых. Поразительные по своей сложности циклы развития жуков-нарывников, в совершенстве им изученные, впервые натолкнули его на мысль о критическом пересмотре традиционных представлений о развитии насекомых. Уже в своей докторской диссертации Алексей Алексеевич собрал огромные материалы по развитию различных групп клещей. Последующие акарологические изыскания дали возможность более широкого сравнения разнообразнейших циклов развития клещей. За клещами последовали другие хелицеровые, за ними — членистоногие вообще. Все более раздвигая рамки сравнительного исследования, Алексей Алексеевич не мог ограничиться одними членистоногими: в круг его интересов мало-помалу вошли и все вообще беспозвоночные животные. Завершением этих работ явилась опубликованная в 1949 г. монография, изданная «Советской наукой»,— «Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных», за которую ему, уже посмертно, была присуждена Сталинская премия. Об этой монографии мы скажем подробнее дальше.

К сожалению, докторская диссертация Алексея Алексеевича осталась ненапечатанной. До сих пор не вышла в свет и его важная статья «К вопросу о происхождении личинки Holometabola», в которой содержится новая, очень интересная концепция метаморфоза насекомых. Однако основные материалы и выводы обоих трудов были отражены Алексеем Алексеевичем в его курсе эмбриологии членистоногих, который несколько лет читался им студентам-энтомологам, а теперь поручен кафедрой энтомологии А. Б. Ланге.

Курсы Алексея Алексеевича можно считать истинным образцом университетского преподавания: они были действительным воплощением того тезиса о единстве научного исследования и учебной работы, который столь характерен для наших университетов.

Помимо чтения лекций, Алексей Алексеевич немалое внимание уделял также постановке и проведению большого энтомологического прак-

тикума, где в основном и формируются молодые специалисты. Его давнишние работы по систематике, развитию и экологии жуков послужили основой для построения колеоптерологического раздела этого практикума. Подобным же образом многолетние исследования Алексея Алексеевича по систематике Homoptera образовали фундамент организованного им раздела Rhynchota того же практикума.

Гомоптерологические работы Алексея Алексеевича заслуживают более подробного рассмотрения. Как мы уже говорили, группа Cicadina привлекла его внимание еще в детском возрасте. Живейший интерес к цикадам сохранился у него до конца жизни, а публикацию цикадологических статей, общее количество которых достигает двух десятков, Алексей Алексеевич продолжал вплоть до 1948 г. Будучи по существу своему систематическими, эти работы вместе с тем содержат и очень большие материалы морфологического и экологического характера. Такая особенность его статей отнюдь не случайна. Алексей Алексеевич всегда был убежден в том, что система должна строиться на основе всестороннего изучения ее объектов, на точном знании организации животного или растения, притом в ее связи с условиями жизни. Поэтому он был противником чисто «имагинальной» (как он выражался) систематики, ограничивающейся учетом, к тому же поверхностным, одних лишь особенностей взрослой фазы. В применении к цикадовым, обладающим, как правило, лишь слабо выраженным метаморфозом, это означало необходимость включения в характеристики видов особенностей связи их с кормовым растением и с условиями жизни вообще. Задача эта облегчалась тем, что Алексей Алексеевич очень хорошо знал нашу флору, особенно среднерусскую.

В итоге деятельности Алексея Алексеевича как гомоптеролога резко увеличились наши сведения о цикадовых СССР — как за счет описания многочисленных новых видов, так и за счет новых данных по экологии и географическому распространению. Обрабатывая обширные материалы, лично собранные им, а также притекавшие к нему со всех концов Союза, Алексей Алексеевич в последнее время обратил особое внимание на среднерусскую фауну. Дело заключалось в том, что эта фауна, вопреки предвзятому мнению о ее бедности, в отношении Cicadina оказалась неожиданно богатой: до 15% видов, обнаруженных в средней полосе европейской части Союза, оказались новыми, ранее неизвестными науке. «При заведомом отсутствии этих видов,— говорит Алексей Алексеевич в одной из своих статей [4],— в хорошо теперь изученной фауне европейских стран, граничащих с СССР с севера и запада, можно уже сейчас считать их в той или иной мере характерными и специфичными для среднерусской лесной полосы и предположить, что многие из них окажутся ее эндемами подобно целому ряду наших растений».

Уместно будет подчеркнуть, что данная группа работ Алексея Алексеевича имела немалое практическое значение, поскольку многие представители Cicadina рассматриваются сейчас как переносчики опаснейших вирусных заболеваний культурных растений.

К сожалению, Алексей Алексеевич не успел реализовать свое давнишнее намерение — дать сводку Cicadina среднерусской фауны, которая могла бы послужить руководством для работников в этой области. Зато еще в 1940 г. им была выполнена и сдана в печать небольшая монография группа Agalliinae семейства Bythoscopidae, обработанной в объеме фауны СССР. Отметим здесь также составленную Алексеем Алексеевичем для известного «Определителя насекомых» [5] главу, содержащую краткий обзор цикадовых и листоблошек.

---

[4] «Новые цикады (Homoptera-Cicadina) среднерусской фауны», «Науч.-метод. записки Гл. упр. по заповедникам», вып. XI, 1948.

[5] «Определитель насекомых европейской части СССР», Сельхозиздат, 1948.

Большое участие в цикадологических работах Алексея Алексеевича приняли многочисленные студенты и аспиранты кафедры энтомологии.

Сделанный нами обзор научной деятельности А. А. Захваткина в области энтомологии (понимаемой как учение о членистоногих), при всей своей сжатости, может дать хотя бы некоторое представление об огромном объеме затраченного здесь Алексеем Алексеевичем творческого труда. Мы думаем, что этого труда хватило бы на несколько ученых среднего уровня способностей. Между тем мы еще почти не коснулись одного из последних произведений Алексея Алексеевича — его «Сравнительной эмбриологии низших беспозвоночных».

Предваряющей эту монографию была статья Алексея Алексеевича «О природе бластулообразных личинок Metazoa», опубликованная в 1946 г.[6]. Автор высказывает здесь смелую, но вместе с тем чрезвычайно плодотворную мысль, гомологизируя бластулообразную личинку низших многоклеточных животных с молодыми бластулами вольвоцид. Тем самым автор приходит к совершенно оригинальному освещению проблемы происхождения многоклеточности.

Новая концепция была далее подробно разработана Алексеем Алексеевичем, обогащена многочисленными фактическими материалами и важными теоретическими соображениями, а затем положена в основу названной выше сравнительноэмбриологической монографии 1947 г. Здесь автор предстает перед нами как продолжатель славных традиций классической русской школы эмбриологов, исходя прежде всего из работ И. И. Мечникова.

Справедливо сетуя на то, что данные протозоологии до сих пор почти не использовались в эмбриологии беспозвоночных, что повлекло за собой далеко идущую изоляцию этой зоологической отрасли от остальных, автор особое внимание уделяет именно простейшим. С полным правом настаивая на применимости к ним понятий развития и онтогенеза, Алексей Алексеевич дает исчерпывающий сравнительный обзор организации простейших именно с этой точки зрения. Рассматривая вместе с тем характер размножения и особенности складывающегося здесь на еще низком уровне организации жизненного цикла, он приходит к совершенно очевидному по своей ясности выводу: в пределах группы простейших имеют место три типа организации — примитивный одноклеточный и усложненные надклеточный и многоклеточный.

Таким образом, Алексей Алексеевич достиг окончательного решения одного из самых спорных вопросов зоологии. Это стало в частности возможным благодаря тому, что он применил строгий сравнительный метод, сопоставляя формы организации последовательно, шаг за шагом, на протяжении всего жизненного цикла и сопровождая это сравнение строгой оценкой сходственных отношений. В результате такого сравнения природа как бы сама раскрывает свои тайны, а гипотетический элемент, столь характерный для обычного абстрактного построения филогений, низводится до ничтожного минимума. В качестве предпосылки для правильного понимания многоклеточности Алексей Алексеевич использует очень важное понятие палинтомии, т. е. последовательного разделения синэнергидной, гипертрофированной клетки на две, четыре, восемь и т. д., не прерываемого ростом промежуточных продуктов деления в интеркинезах. Именно этот способ деления клеток, но сопровождаемый, кроме того, нерасхождением образующихся зооспор, как продуктов палинтомии, имеет место в семействах Eudorinidae и Volvocidae среди жгутиковых; это и ведет к образованию синзооспор. Далее Алексей Алексеевич показывает, как последовательное усложнение колоний Volvocoidea и рост степени их интегрированности приводит к преобразованию этих колоний в сложно дифференцированный, притом много-

[6] «Зоолог. журн.», т. XXV, вып. 4.

клеточный, организм. Но вместе с тем по своему происхождению эти многоклеточные организмы остаются, конечно, синзооспорами.

Надежно обосновав свою концепцию многоклеточности высших вольвоксовых, автор затем с той же силой убедительности демонстрирует не только возможность, но и необходимость трактовки бластулообразных личинок низших Metazoa, как синзооспор, вполне гомологичных таковым высших жгутиковых. Такая гомологизация оправдывается и ходом образования этих личинок, и их общей организацией, и далеко идущим цитологическим сходством. Конечно, остается в силе радикальная разница растительной и животной природы, а также и различная судьба тех и других синзооспор. Но эта разница, естественно, отнюдь не мешает их взаимной гомологизации.

Итак, многоклеточность Metazoa возникает, согласно концепции А. А. Захваткина, как результат палинтомического разделения яйца и нерасхождения образующихся бластомеров, продуктов дробления яйца. Этот основной вывод автора позволяет ему пойти и значительно дальше — перейти к оценке постэмбрионального развития низших беспозвоночных и эволюции их онтогенеза в целом. Мы не имеем возможности в нашем кратком очерке проследить весь дальнейший ход мыслей автора книги. Отметим только, в качестве одного из важнейших выводов, делаемых Алексеем Алексеевичем, его заключение о том, что «...учение о непрерывности зародышевого пути не только не находит себе поддержки со стороны истории развития низших Metazoa, но прямо опровергается всей совокупностью относящихся сюда фактов» (стр. 355).

В последней книге Алексея Алексеевича, его самом зрелом и совершенном произведении, наиболее ярко выразились все стороны его исследовательского таланта: уменье одним взглядом охватить и удержать в памяти огромное многообразие фактов, затем проанализировать их до последних деталей и, наконец, вновь объединить в форме гармонического здания законченной теории. Мы убеждены, что эта книга надолго сохранит свое значение для биологической науки.

* * *

Оглядываясь на творческий путь, пройденный Алексеем Алексеевичем, мы без труда отмечаем характерные черты Алексея Алексеевича как ученого и как человека. Его упорный творческий труд с самого раннего возраста и до последних дней жизни, труд напряженный и постоянный, проистекал из двух источников — из живого стремления к познанию природы и из глубокого сознания своего общественного долга. Эти два источника очень скоро слились в едином русле: Алексей Алексеевич стал ярчайшим образцом ученого, который заботится не о накоплении знаний для себя самого, но стремится служить этими знаниями своему народу. Об этом достаточно убедительно говорит практическая направленность большинства его трудов, особенно очевидная в длинной серии работ по сельскохозяйственной и медицинской акарологии, а также в многолетних и интенсивных исследованиях по паразитам вредных саранчовых и других вредителей. О том же свидетельствует и постоянная, то прямая, то косвенная, связь Алексея Алексеевича с хозяйственными учреждениями.

Высокую оценку положения о единстве теории и практики дает он сам, аргументируя следующим образом (в статье, написанной к 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции): «История зоологии показывает, что оформление ее частных разделов в самостоятельные научные дисциплины неизменно происходит под давлением практики, стимулируется ею и ею же направляется по определенному руслу. Действительно, всякая группа животных, приходящая в соприкосновение с жизненными интересами человека, рано или поздно становится объектом

самостоятельного, всестороннего изучения, вырастающего со временем в отдельную отрасль зоологической науки»[7].

Практическая направленность научных изысканий отнюдь не означает, конечно, превращения науки в орудие плоского делячества. Вполне возможно с любовью изучать органическую природу и одновременно направлять ее развитие так, чтобы природа максимально служила человеку. Но для этого необходимо отдать себе ясный отчет в том, что настоящее познание организма требует признания единства организма и условий его жизни.

Это важнейшее положение твердо усвоил Алексей Алексеевич. Подолгу занимаясь напряженной работой в лаборатории, он то и дело перемежал ее работой полевой, экспедиционной. Ему были хорошо знакомы сибирские степи и пустыни Средней Азии, горы Кавказа и наши русские леса. Годами работая в научно-практических учреждениях, он близко знал также сельское хозяйство и его нужды.

При таком характере своей научной деятельности, Алексей Алексеевич, естественно, был совершенно чужд всякого рода метафизики и схоластики, засоряющих и искажающих науку. Вот почему он стал активнейшим борцом за передовые идеи Мичурина и Лысенко.

В марте 1947 г. Алексей Алексеевич вступил в ряды коммунистической партии. Начиная с исторической сессии ВАСХНИЛ в августе 1948 г., он принимает самое деятельное участие в перестройке университетского преподавания в духе прогрессивной мичуринской биологии, работая в многочисленных комиссиях Министерства высшего образования.

В конце 1948 г. Алексей Алексеевич назначается на пост заместителя декана Биологического факультета МГУ и отдает свои силы ответственнейшему делу реорганизации научной и учебной работы. Вскоре же он становится директором Научно-исследовательского института зоологии, а затем директором объединенного Биолого-почвенного института, в состав которого вошли все отдельные институты факультета.

Оказавшись, таким образом, руководителем научной работы факультета, Алексей Алексеевич всецело отдается этому делу.

Способность быстро ориентироваться в любом научном вопросе и обширные познания Алексея Алексеевича в различных областях биологии позволили ему с полным успехом осуществлять подлинное, не формальное только, руководство большим и разнообразным научным коллективом, объединяющим в своем составе ботаников, зоологов, физиологов, агрономов, почвоведов и антропологов.

С особым вниманием и интересом Алексей Алексеевич занимался организацией комплексных экспедиционных работ факультета на полезащитной трассе Камышин — Сталинград — Степное. Успехом этих работ в 1950 г. мы в немалой степени обязаны талантливому и умелому руководству со стороны Алексея Алексеевича, обеспечившего правильное распределение заданий и разумную расстановку сил. Незадолго до смерти он составил прекрасно разработанный план работ на 1951 г., встретивший наше общее одобрение.

Но ему не суждено было стать свидетелем выполнения этого плана. 11 декабря 1950 г. тяжкое заболевание прервало кипучую деятельность Алексея Алексеевича, а через три дня, 14 декабря, он оставил нас навсегда.

Е. Смирнов

---

[7] «Некоторые итоги и перспективы развития сельскохозяйственной и общей акарологии в СССР», «Зоол. журн.», т. XXVI, вып. 5, 1947.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 2

СУСЛИКИ И ЗАЙЦЫ КАК ВРЕДИТЕЛИ ГНЕЗДОВЫХ ПОСЕВОВ ДУБА В ЗАВОЛЖЬЕ

А. С. СТРОГАНОВА и К. А. ЮДИН

Зоологический институт Академии Наук СССР

Литературные данные о значении грызунов как вредителей лесных посадок относятся главным образом к мышевидным грызунам и зайцам (Силантьев [9], Альтум [1], Нагибин [6], Положенцев [8], Мальчевский [5], Фолитарек и Максимов [12] и др.). Тем не менее сведения о вредной деятельности зайцев в первые годы жизни посадок дуба в литературе отсутствуют, о сусликах как вредителях гнездовых посадок дуба имеются лишь данные Башениной [3] и Строгановой и Юдина [10].

На основании наблюдений над вредной деятельностью грызунов в районе Валуйской опытно-мелиоративной станции (Сталинградская область), произведенных весной и летом 1949 г., мы пришли к выводу, что одним из серьезнейших вредителей посевов дуба следует считать малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.), и высказали предположение, что угроза повреждения посевов этим грызуном будет особенно велика в засушливые годы [10].

Наши работы в весенне-летний период 1950 г. в районе той же станции и на Богдинском опорном пункте Всесоюзного научно-исследовательского института лесомелиорации (Астраханская область) не только подтвердили, но и значительно дополнили наблюдения и выводы предыдущего года. Новые данные позволяют нам считать, что в Заволжье для степных и пустынно-степных районов вредителями гнездовых посевов дуба являются не только малый суслик, но также желтый суслик (Citellus fulvus Licht.) и заяц-русак (Lepus europaeus Pall.). Все три названных вида многочисленны в Заволжье, и вред, причиняемый ими молодым посадкам дуба, настолько значителен, что требуются специальные истребительные мероприятия.

Вредная деятельность сусликов начинается с момента посадки желудей в почву. Зверьки выкапывают желуди еще до появления всходов на поверхности, выбирая из лунок проросшие и наклюнувшиеся семена и оставляя нетронутыми пораженные болезнями экземпляры [1].

В начале июня отмечены повреждения молодых всходов дубков; были объедены надземные части растений и выкопаны желуди. В лесных полосах Богдинского опорного пункта желуди, высаженные в середине апреля, к 1 июня были выкопаны, а фактически уничтожены сусликами на 75—90%. При подсчете на одной полосе оказалось, что из 208 лунок 157 (75,5%) были разрыты сусликами, на другой — из 120 лунок 107 (90%); желуди лежали на поверхности, часть их была погрызена.

Желуди, выброшенные из лунок на поверхность, но не поврежденные сусликами, также погибают, так как, подвергаясь действию солнца и ветра, высыхают или уничтожаются другими грызунами и птицами.

---

[1] В неволе мы давали сусликам желуди, проросшие и пораженные грибковыми заболеваниями. Здоровые и проросшие желуди охотно ими поедались, а пораженные болезнями оставлялись без внимания.

При обследовании весной 1950 г. посадок дуба 1949 г. на землях Валуйской опытной станции выяснилось, что молодые дубки повреждаются малым сусликом и на втором году жизни. На участке, где в прошлом году в июне — июле нами были отмечены сильные (до 35% и выше) повреждения молодых дубков, в апреле и мае данного года наблюдались свежие норы сусликов и их характерные копанки у основания стволиков дубков (рис. 1). При подсчете, произведенном 10—13 мая, оказалось, что 12% дубков (из 98—12, из 183—22) имели повреждения. У некоторых растений были объедены листья и стволики, у большинства же выкопаны желуди и повреждены корни. Суслики переселились на полосы в начале весны со смежной залежи, перепаханной в августе прошлого года, после залегания зверьков в спячку. О последнем свидетельствует увеличение нор на лесной полосе с середины апреля. Так, 9—13 апреля на четырехрядной полосе протяженностью в 700 м насчитывалось от двух до семи нор сусликов в ряду; при подсчете 13 мая на этих же рядах было от семи до 26 нор. Наибольшее число нор приходилось на ряд, смежный с распаханной залежью.



Рис. 1. Дубки на втором году жизни, подкопанные сусликом. Май 1950 г. *(Фото К. А. Юдина)*

Наблюдениями в районе Богдо установлено, что, помимо малого суслика, высаженные желуди и молодые дубки повреждаются сусликом-песчаником. Этот суслик повреждает посадки главным образом на легких супесчаных почвах, малый — на тяжелых суглинистых почвах. Характерные следы песчаника и его норы во множестве отмечены на посадках дуба. Местами вдоль рядов гнезд зверьками были протоптаны тропы. Норы имели явные признаки обитания. На 100 м полосы при ширине 2 м насчитывалось от одной до пяти жилых нор. В расставленные здесь капканы попадались как взрослые, так и молодые суслики (100% попадания). В желудках песчаника и малого суслика, выловленных на посадках дуба, обнаружены измельченные желуди.

Лето 1950 г. характеризовалось депрессией численности большинства видов грызунов. Однако численность сусликов в районах наших исследований была средней, а на отдельных участках довольно высокой. В районе Богдо число нор сусликов со следами обитания достигало от 120 до 400 на гектар. Здесь же отмечено возрастание плотности населения сусликов на прилежащей к лесопосадкам целинной степи и старых залежах.

Значение зайца-русака как вредителя лесных культур и садов отмечалось издавна (Силантьев [9], Пачоский [7], Федорако [11] и многие другие). В настоящее время, с осуществлением плана полезащитного лесоразведения, этот вопрос становится особенно актуальным.

Заяц-русак связан со стациями, сходными с лесными посадками на первых годах их жизни, поэтому естественно ожидать, что увеличение площадей молодых посадок леса будет способствовать концентрации и увеличению численности зайцев в районах полезащитного лесоразведения.

Упомянутые выше авторы, а также Браунер [4] и др., указывают на

повреждения зайцами древесных и кустарниковых пород в зимние месяцы, в периоды глубокого снегового покрова, когда из-за трудности добывания корма из-под снега русаки переходят на питание корой и ветвями молодых деревьев. В этот период особенно сильно страдают деревья в возрасте 6—12 лет.

По нашим наблюдениям в Валуйской опытной станции, заяц-русак сильно вредит гнездовым посадкам дуба в конце осени и начале зимы первого года их жизни, до выпадания глубокого снега, а также ранней весной, до появления степной растительности.

В середине апреля 1950 г., при обследовании посадок дуба 1949 г., мы наблюдали большое количество объеденных молодых дубков, от которых остались только «пеньки» высотой от 3 до 8 см (рис. 2 и 3).





Рис. 2 и 3. Молодые дубки, обгрызанные зайцем-русаком. Май 1950 г. *(Фото К. А. Юдина)*

Пострадали главным образом наиболее высокие и крепкие растения. Стволики были срезаны как ножом, причем по давности среза бóльшую часть повреждений можно было отнести на позднеосенний и раннезимний периоды; меньшая часть срезов была свежей, повидимому, сделанной весной. Подсчет показал, что повреждено от 12 до 30% молодых дубков. Предыдущая осень 1949 г. отличалась большой сухостью; травянистая растительность вследствие летней засухи высохла и выгорела. Снег, выпавший в начале ноября, едва покрывал землю, сильные снегопады с буранами начались с 6 января 1950 г. Таким образом, до января молодые дубки не были покрыты снегом и подверглись нападению зайцев. Необходимо отметить, что наличие в покровных культурах подсолнечника и кукурузы благоприятствует вредной деятельности русака, создавая для него удобные укрытия, находящиеся в непосредственной близости от мест кормежки. Показательно, что на землях Валуйской опытной станции в наибольшей степени пострадали посевы дуба 1949 г., заложенные под покровом названных культур.

Повреждению зайцами в эту зиму подверглись также лесные посадки старших возрастов. Особенно сильно пострадали дуб, вяз, лох, ива; в меньшей степени — клен татарский, желтая акация. Подсчеты погрызанных зайцем различных древесных пород свидетельствуют, что дуб и вяз (в возрасте до 30 лет) были повреждены на 45—70%; лох — 50—70%; ива — около 40%, акация желтая — 10—12%. Местами дуб, вяз и лох были повреждены на 100%. У лоха была обглодана кора почти со всех ветвей от основания ствола до высоты 150 см; кроме того, оказались сгрызанными молодые побеги. В местах наносов у лесных посадок высота снегового покрова в январе-феврале 1950 г. достигала 100—140 см; это давало возможность зайцам обгрызать деревья до полутораметровой высоты.

Повреждения зайцами молодых посадок дуба и других пород отмечались также в районе Богдо и Тимашево (Куйбышевская область). Из старых посадок здесь особенно пострадали вяз и дуб. Численность зайцев в 1949/50 г. в Заволжье была средней.

В литературе имеются указания на повреждения тушканчиками (Allactaga jaculus Pall. и Dipus sagitta Pall.) древесных и кустарниковых культур в Нарынском лесничестве (Бабков [2]). Это обстоятельство дает основание предполагать, что в определенных условиях и при высокой численности тушканчики могут наносить вред лесным посадкам, выкапывая их семена и обгрызая побеги. Однако в данном году мы не только ни разу не наблюдали нанесенных ими посадкам повреждений, но и не видели здесь их характерных и хорошо заметных следов.

Выводы

Для степных и пустынно-степных районов Заволжья суслики (C. pygmaeus и C. fulvus) и заяц-русак представляют серьезную опасность полезащитному лесоразведению. С первых дней жизни молодые посадки подвергаются нападению указанных грызунов. Заяц-русак вредит лесным посадкам всех возрастов.

Для охраны лесных полос от этих вредителей на больших площадях применение защитных или отпугивающих средств (изгороди, канавы, обвязка, обмазка, протравка и пр.) недостаточно и слишком трудоемко. Борьба с сусликами и зайцами должна пойти по линии ограничения их численности, т. е. путем прямого истребления и создания неблагоприятных условий для размножения.

Для повышения эффективности борьбы с сусликами, кроме химических средств, необходимо расширить масштабы применения механических способов истребления, для чего, в частности, следует увеличить и улучшить производство капканов мелких номеров. Необходимо также обеспечить местные организации отравляющими веществами и инструкциями и справочниками по их применению.

Для областей полезащитного лесоразведения следует пересмотреть ныне действующие законы об охоте и подчинить их интересам лесного и сельского хозяйств; в частности: а) увеличить период отстрела зайца русака (вред, причиняемый им лесным посадкам, несомненно превышает пользу, получаемую от него); б) сократить размеры промысла лисицы; в) запретить отстрел хищных птиц всюду, кроме приписных охотничьих хозяйств; г) взять под особую охрану степного орла и канюка-курганника.

Литература

1. Альтум А. Н., Мыши и значение их в лесном хозяйстве, Лесной журн., вып. 4, 1884.— 2. Бабков Я. Г., Тушканчик как вредитель лесокультур в Нарынском лесничестве, Тр. второго губ. съезда сельск. хозяев, ч. 1, доклады, Астрахань, 1911.— 3. Башенина Н. В., Грызуны — вредители лесных посадок Сталинградской области, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 3, 1950.—4. Браунер А. А., Заяц и лесные культуры в степях, Югоклимат, ч. 4, 1928.— 5. Мальчевский А. С., «Заячий во-

прос» в полезащитных лесных полосах, Природа, № 5, 1947.—6. Нагибин С. О., О повреждениях древесной растительности грызунами, Природа, 1918.—7. Пачосский Н. К., Заячий вопрос на юге России, Псовая охота, 1899.—8. Положенцев П. А., О лесохозяйственном значении мышевидных грызунов, Тр. Башкир. с.-х. ин-та, т. II, 1939.—9. Силантьев А. А., Вредная деятельность зайцев, водяных крыс и мышей, СПб., 1898.—10. Строганова А. С. и Юдин К. А., Вредная деятельность малого суслика в молодых посадках дуба Сталинградской области, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 5, 1950.—11. Федорако Б. И., Повреждения различных древесно-кустарниковых пород зайцем-русаком. Вестн. защ. раст., № 5, 1940.—12. Фолитарек С. С. и Максимов А. А., Защита лесных посадок питомников и садов от зайцев, Лес и степь, № 9, 1949.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 2

ДОСТИЖЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ СОВЕТСКОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ, ПРЕИМУЩЕСТВЕННО ДЛЯ МОРСКИХ ВОДОЕМОВ [1]

Л. А. ЗЕНКЕВИЧ

Биолого-почвенный факультет Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Наука, порвавшая связи с практикой, с опытом,— какая же это наука?

Сталин

15 лет тому назад на страницах Зоологического журнала был опубликован ряд статей, посвященных проблеме биологической продуктивности водоемов и отчасти задачам гидробиологии и положению этой науки среди других биологических дисциплин (В. Броцкая и Л. Зенкевич, С. Муравейский, Л. Россолимо, Г. Карзинкин, Г. Верещагин и др.). Впрочем, первая в советской литературе постановка некоторых спорных вопросов гидробиологии в дискуссионном порядке была сделана еще несколькими годами ранее (Г. Верещагин, Л. Зенкевич).

Статьями В. Жадина и Г. Никольского открывается новый тур дискуссии, по существу по тем же вопросам, но сейчас в центре внимания стоит вопрос о задачах гидробиологии и о положении ее как науки.

За два года до указанной выше дискуссии 1936 г. крупнейший наш гидробиолог акад. С. Зернов в своей известной книге «Общая гидробиология» [8] так определил содержание гидробиологии: «Гидробиология может быть определена как наука, изучающая причинную связь и взаимоотношения между водными организмами и окружающей их средой, как живой так и мертвой...» «Исследовательская работа в области гидробиологии развертывается прежде всего по двум основным направлениям — хорологическому и экологическому...» И дальше: «Антитезой гидробиологии является, вернее должна еще явиться, аэробиология — наука, трактующая в том же разрезе жизнь организмов, окруженных воздухом». Таким образом, С. Зернов давал гидробиологии очень расширительное толкование, включая в нее и биогеографию (хорологию). Иногда такое расширительное толкование формулируется и несколько иначе, гидробиология рассматривается как экология водных организмов.

Надо признать, что в классификации гидробиологии и смежных наук и по сей день нет нужной ясности. Нередко в гидробиологию включают изучение водных организмов в самых различных направлениях — от систематики до явлений биологической продуктивности. Такого же, как С. Зернов, расширительного толкования придерживается и В. Жадин, утверждающий, что «гидробиолог всесторонне исследует водных животных и растения (со стороны систематики, морфологии, физиологии, экологии и биологии), исследует элементарные группировки организмов в биоценозы и сложные группировки, охватывающие население целых водоемов,— биомы, изучает процессы круговорота веществ и

[1] Статьей Л. А. Зенкевича редакция Зоологического журнала открывает обсуждение статьи Г. В. Никольского, напечатанной в Зоологическом журнале № 6, 1950.

биологической продуктивности» ([4], стр. 199). Страницей выше В. Жадин признает центральной проблемой гидробиологии проблему биологической продуктивности водоемов. «Гидробиологию надо понимать,— пишет он,— как комплексную биологическую науку, имеющую своим объектом единство водных организмов и среды, изучающую биологическую продуктивность водоемов через биологическую продуктивность водных организмов» (там же, стр. 198). Оставаясь, судя по первой цитате, на позициях С. Зернова, В. Жадин, соответственно второй цитате, признает центральной проблемой гидробиологии биологическую продуктивность водоемов.

Несмотря на расплывчатость и неясность приведенных формулировок В. Жадина, в них все же чувствуется некоторый сдвиг и неясно сформулированное признание новых позиций в гидробиологии. В вводной статье к III тому «Жизни пресных вод» В. Жадин высказывается уже более определенно: «...Под гидробиологией мы понимаем комплексную биологическую науку..., изучающую биологическую продуктивность водоема через продуктивность водных организмов...» [5].

Неясность, вносящая и теоретическую и организационную путаницу в трактовку содержания гидробиологии как науки, удерживается до самых последних дней. Так, на конференции по координации зоологических исследований учреждений Академии Наук СССР и академий наук союзных республик во второй послевоенной пятилетке, протекавшей 21—25 декабря 1950 г., основными разделами работы в программе значились разделы: зоологии позвоночных, энтомологии, паразитологии и гидробиологии. Таким образом, гидробиология являлась как бы разделом зоологии; с другой же стороны, из итогов планирования «зоологических исследований по гидробиологии» на этой конференции явствует, что гидробиология сама включает в себя зоологию, а вместе с ней и многое другое. Совершенно ясно, что для успеха планирования на дальнейшее необходимо внести бо́льшую ясность в эти вопросы.

Однако следует отметить, что еще 15 лет тому назад было сформулировано и иное содержание гидробиологии (В. Броцкая и Л. Зенкевич [2], отчасти Л. Зенкевич [6] и биогидрология в понимании С. Муравейского [10]). В соответствии с этим определением задачи гидробиологии трактуются в более узком смысле, она получает свое самостоятельное целевое назначение и по своим задачам хорошо отграничивается от смежных наук — в первую очередь от зоологии, ботаники и физиологии, а затем также от экологии и биогеографии. В последующие годы такая установка стала находить все большее распространение.

Систематика, морфология и физиология растений и животных должны объединять в себе изучение всех организмов, во всех средах их обитания; выделять, скажем, систематику водяных жуков, как часть гидробиологии, из систематики сухопутных жуков, как части зоологии, так же нет никаких оснований, как физиологию рыб переносить из физиологии в гидробиологию. С другой стороны, одни и те же части дисциплин не могут существовать одновременно в двух разных науках. Этого требует, мне кажется, элементарная логика классификации наук. Совершенно естественно, что гидробиология может использовать данные этих наук и ряда других (гидрохимии, гидрофизики, геологии и др.) для своих целей, но от этого очень далеко до заключения В. Жадина, что гидробиолог исследует водный организм со стороны систематики, морфологии и физиологии.

Несколько труднее провести границу между гидробиологией, с одной стороны, и экологией и биогеографией с другой. Мне кажется, что биогеография должна включать в свои задачи изучение закономерностей распределения в биосфере всех биологических явлений, в той мере, в какой они поддаются географической интерпретации. Труднее всего разделить интересы гидробиологии и экологии, но совершенно очевидна ошибочность утверждения, что гидробиология — это экология водных

организмов, особенно если мы, как делает В. Жадин, включим в гидробиологию систематику, морфологию и физиологию обитателей водной среды. Ведь тогда получается, что и эти науки являются разделами экологии!

Экология изучает взаимоотношения организма со средой его обитания в единстве системы организм — среда, приспособления к ней и противоречия между особенностями вида и абиотическими и биотическими элементами этой среды. Задачей экологического исследования является познание условий существования вида, тех требований, которые организм предъявляет к среде. Это наиболее широкое толкование задач экологии включает в нее также и изучение взаимоотношения организма с другими организмами, называемое синэкологией, или биоценологией. Задачей экологии является также анализ закономерностей распределения организмов во внешней среде, но, в противоположность биогеографии, главным образом в рамках топографических подразделений мелкого порядка.

Гидробиология представляет собой наиболее молодую из трех рассматриваемых наук, с наиболее спорным объемом и содержанием. Основной задачей гидробиологии, в отличие от экологии, можно считать изучение совокупности массовых жизненных явлений, протекающих в водоемах, в рамках комплексного изучения водоема. Гидробиология должна дать оценку всей совокупности явлений прихода, превращений, накопления и расхода органического вещества в водоемах с точки зрения выявления анализа и количественной характеристики ведущих массовых процессов, скорости, напряжения и динамики их и степени накопления организмов на разных стадиях развития, с основным упором на конечный биопродукт (в смысле Г. Карзинкина [9]); иначе говоря, своей задачей ставить изучение явлений биологической продуктивности водоемов.

Если принять вышеизложенное толкование трех смежных наук, то коротко их разграничение может быть дано в следующем виде:

Наука	Основная задача	Объект
Биогеография	Биогеографическое районирование биосферы	Биогеографический ареал
Экология	Изучение взаимоотношений организмов с внешней средой и друг с другом	Элементы экологических связей
Гидробиология	Изучение биологической продуктивности водоема	Массовые процессы в водоемах, связанные с жизнедеятельностью организмов

Отдельный экологический факт, как бы он ни был интересен, не может стать в центре внимания гидробиологии, если он не имеет массового характера в водоеме; и в том и в другом случае он не будет интересовать биогеографа, если он не поддается географической интерпретации. На возможности включения в гидробиологию систематики, морфологии и физиологии водных организмов, как это считает целесообразным В. Жадин, останавливаться не стоит, так как такая точка зрения вряд ли кем-либо может быть принята. Об этом можно было говорить 15—20 лет тому назад, но не сейчас.

Итак гидробиология представляет собой самостоятельную ветвь биологии, хорошо обособленную от экологии водных организмов именно своей основной проблемой биологической продуктивности, подобно тому

как и агробиология является не главой экологии наземных организмов, а самостоятельной наукой.

Советской гидробиологии можно поставить в заслугу настойчивое стремление к определению основного содержания гидробиологии как науки и ее задач, соответствующих общей направленности советской науки. Ей можно поставить в заслугу также освобождение от ряда зарубежных идеалистических представлений о водоеме как целом, о биоценозе как об организме высшего порядка, отход от неправильных путей разрешения проблемы биологической продуктивности (Мюнстер-Стрём и др.), от ряда неправильных методов.

Что касается проблемы биологической продуктивности, то большинство авторов сейчас принимает ту формулировку, которая была дана мной в 1934 г. Под биологической продуктивностью водоемов мы разумели «свойство водоемов воспроизводить органическое вещество в живых организмах». Как известно, очень близкую формулировку дает В. Вильямс для определения плодородия почвы. Наше определение текстуально повторено В. Жадиным [4, 5], впрочем, без упоминания источника.

Если правильно, что изучение биологической продуктивности водоемов есть центральная проблема гидробиологии, то эту последнюю можно определить как систему знаний, указывающих пути наиболее рационального хозяйственного использования растительных и животных сырьевых ресурсов водоемов и включающих в себя учет сырьевой базы, выявление показателей ее продуктивности, значимость для различных отраслей народного хозяйства и обоснование методов повышения и изменения размеров и качества продукции для пользы народного хозяйства; это возможно, говоря словами акад. Лысенко, только в результате понимания взаимосвязи организмов с условиями внешней среды. При этом под путями хозяйственного использования сырьевых ресурсов водоемов надо разуметь не только источники пищевой промышленности, но и технического и медицинского сырья и интересы санитарной, медицинской и технической гидробиологии. Короче говоря, гидробиология изучает с биологических позиций водоемы как объекты народного хозяйства.

Мы можем констатировать крупные успехи в развитии отечественной гидробиологии и по ряду других показателей. Не менее 100 институтов, кафедр вузов и лабораторий и многие сотни научных работников ведут в том или ином масштабе гидробиологические исследования на наших морях, реках, озерах и водохранилищах. У нас уже имеется несколько гидробиологических институтов и на очереди возникновение новых. Ряд недавно возникших больших комплексных институтов по изучению морских и пресных водоемов располагает крупными гидробиологическими отделами. В 1948 г. при Академии Наук СССР возникло Всесоюзное гидробиологическое общество, объединяющее около 400 членов и выпускающее свои труды. На очереди издание Всесоюзного гидробиологического журнала. Должен состояться первый съезд Всесоюзного гидробиологического общества.

Совершенно очевидно, что гидробиологии в нашей стране обеспечено и дальнейшее успешное развитие. Наша страна — великая морская держава. Ни одно государство не владеет такими колоссальными водными ресурсами — морскими, озерными и речными, как СССР. Ни в какой стране наука не имеет таких возможностей к развитию, как у нас, а Сталинский план преобразования природы, находящий сейчас свое выражение в великих стройках коммунизма, призывает и гидробиологию к вдохновенному труду на небывалом творческом подъеме.

Советская гидробиология может с полным основанием гордиться целым рядом существенных достижений за предыдущие 15—20 лет, недоступных для зарубежной науки. Прежде всего следует отметить

громадные накопленные материалы по количественному распределению флоры и фауны морей и материковых вод. Для Баренцова, Белого и Карского морей на севере, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского на юге, а в последние годы для Японского, Охотского и Берингова на Дальнем Востоке получена общая картина количественного распределения планктона, бентоса, а в значительной степени и бактерий. Этот количественный учет (иначе говоря, биологическая таксация) дает возможность определить общее количество органической жизни в водной среде, выявить районы ее скопления и поля питания промысловых рыб, а также выделить основные, массовые формы среди водных растений и животных; таким способом мы сможем дать общую картину типологического районирования, т. е. разрешить первый этап в научном и хозяйственном освоении водоемов.

В большинстве случаев эта работа имеет разовый характер, так как съемка проводится в какой-нибудь один сезон года, но для некоторых наших морей количественная съемка проводилась в течение ряда лет и в разные сезоны года и таким образом удалось получить годовую динамику планктона и бентоса. Особенно следует отметить работы на Каспийском море, проводящиеся систематически уже в течение 15 лет, и чрезвычайно интенсивные работы В. Воробьева по бентосу Азовского моря в 1934—1937 гг. Работы на Каспии и на Азовском море пошли несколькими разными путями. В. Воробьев (1949) на основе полевых наблюдений не только дал годовые изменения биомассы общей и для отдельных форм, но и определил также годовую продукцию для всех основных кормовых безпозвоночных; им с большой точностью учтены важнейшие этапы развития донной фауны — оседание молоди, темп роста, плодовитость, миграции, использование рыбами. Это дало В. Воробьеву возможность вплотную подойти к построению системы промысловых прогнозов и методике промысловой разведки. Можно с полным основанием утверждать, что работа В. Воробьева по соразмерности частей, полноте охвата вопроса и по практической значимости не имеет равной в гидробиологической морской литературе.

Исследования по бентосу северного Каспия, производившиеся А. Шорыгиным, Я. Бирштейном, Н. Спасским, Г. Беляевым, А. Карпевич и рядом других исследователей, развернулись за последние годы в большую систему углубленных и всесторонних исследований, где изучены многолетние и сезонные изменения в бентосе, биологические и физиологические особенности многих массовых форм, характер и степень выедания бентоса рыбами. Эти исследования впервые дали возможность поставить задачу плановой реконструкции кормовой фауны морского водоема (в данном случае Каспия) и с большим успехом начать ее разрешение.

Нигде в мире еще не ставились в таком объеме исследования по питанию промысловых рыб, как у нас на всех морях. Главное в этих исследованиях то, что точная количественная методика анализа питания в полевых условиях, а на наших южных морях отчасти и экспериментальная, дала возможность сомкнуть количественные данные по фауне с количеством потребной рыбному стаду пищи и согласовать распределение рыбы с распределением полей питания. Исследования А. Шорыгина по питанию рыб северного Каспия по значимости полученных результатов не имеют себе равных в соответственной литературе.

Исследования по питанию рыб дополняются весьма ценными исследованиями по питанию различных беспозвоночных, в том числе и тех, которые могут служить как объекты искусственного разведения рыбьего корма. Здесь в первую очередь приходится назвать Н. Гаевскую и ее многочисленных учеников. Нельзя не упомянуть также ряда тщательных исследований А. Родиной.

Весьма плодотворным оказалось применение к различным организ-

мам при гидробиологических исследованиях так называемого П/Б-коэффициента — отношения годовой продукции к биомассе. Особенно ценные результаты были получены в этом отношении нашими ботаниками на северных (Т. Киреева, Т. Щапова) и южных (Н. Морозова-Водяницкая) морях и рядом зоологов (В. Никитин, В. Воробьев, П. Усачев, А. Шорыгин и др.) на Азовском и Каспийском. Этот весьма существенный для оценки продуктивных качеств флоры и фауны коэффициент мог быть получен только на базе обширных количественных как полевых, так и экспериментальных данных.

Весьма обширные исследования по планктону на всех наших морях дали полную картину качественно-количественного состава и распределения пелагических организмов и в отдельных работах достигли высокого образца. К таким работам следует отнести монографию Б. Мантейфеля по баренцовоморскому планктону, в связи с использованием его сельдью, и работы В. Яшнова. Особый интерес представляет широкое обобщение сезонности развития арктического планктона, данное П. Ширшовым и В. Богоровым в учении о биологических сезонах в планктоне, позволяющем представить в простой схеме весьма сложное и многообразное явление природы, а также дающем существенный показатель для ледовых прогнозов. Весьма интересна также данная В. Богоровым географическая интерпретация моно- и дициклического развития планктона в морях и океанах на разных географических широтах.

Глубокий гидробиологический анализ привел В. Водяницкого к иной интерпретации баланса органики в Черном море, чем это принималось ранее, дал ему возможность считать Черное море значительно более продуктивным, чем это думали ранее, и обратить внимание рыбной промышленности на предполагаемые им большие промысловые богатства пелагиали Черного моря.

Наименее разработанными остаются пока главы гидробиологии, связанные с жизнедеятельностью микроорганизмов. Мы совершенно убеждены, что все органические процессы в водоемах теснейшим образом связаны с деятельностью бактерий. О характере распределения бактерий в водяной среде и в грунтах водоемов имеются сейчас весьма противоречивые мнения. Прекрасные исследования основоположников морской микробиологии акад. Б. Исаченко и В. Буткевича и последующих исследователей (С. Кузнецов, А. Крисс, А. Разумов, В. Калиненко и др.) наметили ряд важнейших вопросов и выяснили много сторон бактериальных процессов в водоемах, однако во многих важнейших частях бактериальных процессов даже общая картина остается еще неясной.

К замечательно ценным в медицинском и ветеринарном отношении результатам привело разработанное акад. Е. Павловским учение об очаговости, в применении к пресным водоемам. Сейчас, когда лик нашей страны претерпевает глубокие изменения, когда наново создаются десятки тысяч водоемов, от маленьких прудов до похожих на пресные моря, обезопасить население от возможности развития различных паразитарных заболеваний — задача громадной важности. Проведенные школой акад. Е. Павловского многочисленные исследования дают все исходные пути для успешного разрешения этой задачи. К этим работам вплотную примыкают обширные маляриологические исследования, проводимые В. Беклемишевым и его многочисленными учениками, и работы по санитарной биологии Я. Никитинского, Г. Долгова и др. Все указанные и многие другие санитарно-биологические исследования на материковых водах подводят нас вплотную к созданию типов районирования водоемов на основе их медицинского и ветеринарного значения.

На основе громадного материала, собранного нашими гидробиологами по всей нашей стране, возникают широкие теоретические обобщения, сводящие в более простые схемы бесконечное многообразие наблюдаемых частных явлений.

К таким большим обобщениям можно отнести учение покойного С. Муравейского о стоке. Все явления, происходящие в гидросфере, в том числе и процессы биологического продуцирования, можно рассматривать как проявление процесса постоянного передвижения водных масс в стремлении к уравновешенному состоянию на суше за счет разницы уровней, в морях за счет разности температуры, солености, ветровых, барических и иных градиентов. В процессе передвижения водные массы получают определенные качества, которые вместе с ними перемещаются в другие части гидросферы. В некотором единстве со всей суммой условий существования развиваются жизненные явления, столь же характерные для водных масс и нередко перемещающиеся вместе с ними.

К таким обобщениям, охватывающим обширный круг явлений, следует отнести и представление о биологической структуре океана и возникающих из него перспективах использования трансокеанических путей возможных акклиматизационных мероприятий (Зенкевич [7]).

Особая задача советских гидробиологов — научное и практическое освоение новых водоемов, возникающих в результате преобразования природы нашей страны. Это дело чрезвычайного интереса и больших трудностей. Трудности определяются совершенной оригинальностью и новизной проблемы, громадным разнообразием водоемов, различием климатических особенностей, различным характером хозяйственного их использования.

Наряду с большими успехами полевых методов гидробиологических исследований можно констатировать значительное отставание важнейшего раздела гидробиологии — изучения отдельных массовых растительных и животных форм водной фауны. Правда, и здесь сделано уже немало, однако остается еще непочатый край работы. Это основная задача наших биологических станций, морских и пресноводных.

Исключительно детальному и всестороннему изучению подвергнут вселённый в Каспийское море червь нереис (Г. Беляев, Е. Яблонская, А. Карпевич). Детально изучены жизненные циклы беломорских мидий, балануса и мии (А. Савилов и З. Паленичко). В течение ряда лет с большой тщательностью изучались на Черном и Японском морях морские древоточцы (Л. Зенкевич, П. Рябчиков, В. Никитин и др.). Большое количество отдельных исследований подобного типа проведено на Севастопольской, Карадагской, Беломорской (МГУ), а в последние годы и на Мурманской биологических станциях. Перспективны исследования отдельных существенных биологических явлений. К таковым следует отнести изучение явления биофильтра в море (К. Воскресенский), явления обрастаний в море (В. Никитин, А. Садовский и др.) и в пресных водах (С. Дуплаков, Г. Карзинкин, П. Усачев и др.). Очень важна разработка ряда проблем технической морской биологии (Н. Тарасов и др.).

В мои задачи в настоящем случае входит перечень не всех исследований по морской фауне, а только тех, которые охватываются гидробиологией в изложенном выше толковании.

Признавая большие заслуги советской гидробиологии как науки, мы должны с тем большим вниманием отнестись к высказываемому в самое последнее время некоторыми ихтиологами мнению, что «с точки зрения рыбного хозяйства для удовлетворения его практических нужд существование гидробиологии как самостоятельной комплексной биологической науки, основной проблемой которой выдвигается проблема «биологической продуктивности водоемов», почти ничего не дает и вряд ли целесообразно» (Никольский [11]); и дальше: «проблема же ,,биологической продуктивности водоема" в ее современной постановке ничего дать не может и как биологическая проблема вообще не существует» (там же); и еще: «комплексная наука гидробиология ушла в прошлое». Г. Никольский считает, что «проблемой биологической продуктивности водоема подменяют проблему продуктивности стада рыб» (там же).

Вывод, к которому пришел Г. Никольский, прежде всего должен быть понят как призыв к более интенсивному и результативному обслуживанию гидробиологией интересов ихтиологии. В этом направлении гидробиологии могут быть сделаны справедливые упреки, которые должны быть очень серьезно оценены и из которых гидробиологами должен быть сделан соответственный вывод. Однако против приведенных выше высказываний Г. Никольского можно решительно возражать. Если та или иная область науки отстает, следует побудить ее к более успешному развитию, а не ставить вопрос о ее ликвидации. Между прочим, Г. Никольский мотивирует отрицание права гидробиологии на существование и тем, что не существует науки аэробиологии, а стало быть, нет и гидробиологии. Эта последняя мысль наводит на несколько интересных соображений. Остановиться на этом следует не потому, что делаемое Г. Никольским сопоставление нам кажется доказательным, а потому, что если аэробиология действительно существует, то не следует ли гидробиологии позаимствовать от аэробиологии ее опыт. В начале статьи мы приводили цитату из С. Зернова: «антитезой гидробиологии является, вернее должна еще явиться аэробиология». Не является ли действительно такой антитезой гидробиологии агробиология?

В определении агробиологии как науки и ее основного содержания мы пользуемся статьей в I томе Большой советской энциклопедии [1]:

«Агробиология — наука об общих биологических объективных закономерностях, действующих в земледелии и в животноводстве». «Агробиология исследует, устанавливает причины конкретных явлений, которыми призван управлять земледелец при возделывании с.-х. растений или животновод, при разведении и использовании домашних животных». «Преследуя практически важные цели (преодоление засухи, обеспечение высоких и устойчивых урожаев, повышение плодородия полей, создание и акклиматизация новых форм растений, направленное изменение природы растений, повышение породных качеств скота и т. д.), агробиологи неизбежно сталкиваются с необходимостью выяснения сущности общебиологических явлений, познания условий, вызывающих их. Без такого исследования невозможно достижение поставленных целей и развитие агробиологии». «Изучение причин изменчивости внешней для организма среды составляет вторую основу агробиологии». «Чтобы достигнуть практических целей, агробиология обязана исследовать и раскрывать объективно существующие в живой природе определяющие связи». «Агробиологи изучают организм и условия его жизни в единстве, рассматривая их как систему».

Все эти выдержки очень хорошо формулируют содержание и задачи советской агробиологии, и для нас в этом важно оттенить два момента: 1) такая формулировка задач агробиологии возможна только в условиях социалистического хозяйства, когда государство само является хозяином всех природных ресурсов страны и направляет использование их в наилучшую для народного хозяйства сторону; все это совершенно невозможно при капиталистическом типе хозяйства; 2) если к агробиологии добавить еще и лесное хозяйство (лесоведение), то будут охвачены почти все стороны использования растительных и животных сырьевых ресурсов суши. Вот это в целом и может быть названо аэробиологией — системой знаний, указывающих пути наиболее рационального хозяйственного использования растительных и животных сырьевых ресурсов наземной среды в условиях социалистического хозяйства.

Все сказанное выше может быть перенесено на гидробиологию и вполне соответствует данному ранее определению ее как науки. Основное русло развития гидробиологии то же, что и агробиологии, и гидробиология может многому поучиться у агробиологии, использовать в работе ее достижения и вложить свою долю в великий план преобразова-

ния природы в целях изыскания путей наиболее всестороннего и рационального использования сырьевых ресурсов материковых и морских водоемов. Совокупность этих знаний достигается прежде всего путем всесторонних комплексных исследований по учету природных растительных и животных ресурсов, путем сложной системы биологической таксации.

Между гидробиологией и агробиологией имеются специфические черты различия. Сухопутное хозяйство значительно более доступно наблюдению, изучению и непосредственному воздействию, чем скрытые от непосредственного наблюдения подводные сырьевые ресурсы, особенно в морях. Уже самый учет их составляет и на сегодняшний день еще далеко не разрешенную проблему, особенно в отношении рыбных объектов. Все методы освоения и воздействия в отношении сухопутных и водных объектов иные и в отношении последних неизмеримо сложнее. Этим, возможно, объясняется то, что использование растительных и животных сырьевых ресурсов водоемов находится до сих пор в большинстве случаев еще на очень низком уровне и требует еще выработки многих методов, давно и легко освоенных в применении к наземным растениям и животным.

Совершенно неправильно было бы сводить задачи гидробиологии только к обслуживанию интересов рыбного промысла. Как ни важна эта сторона дела, запросы, предъявляемые к гидробиологии народным хозяйством, гораздо шире и весьма многообразны. Помимо запросов рыбного хозяйства, гидробиология должна учитывать нужды других разделов пищевой промышленности, некоторых разделов технической промышленности, медицины, ветеринарии, водоснабжения, санитарии, водного транспорта и ряда смежных научных дисциплин: гидрохимии, гидрологии, геологии, биогеохимии, биогеографии, экономической и общей географии и др.

Сейчас даже трудно представить себе формы и размеры хозяйственного освоения водных недр. Если сейчас использование нерыбных объектов моря почти достигает 10% мирового рыбного промысла, то в дальнейшем относительное значение нерыбных объектов несомненно будет возрастать. Использование морского планктона для разнообразнейших целей уже становится в повестку дня. Растительное сырье моря используется пока в ничтожной степени, и мы сейчас еще не можем сказать, каковы формы и границы возможностей человека воздействовать различными путями на плодородие водной среды.

Количественное изучение распределения жизни в океане необходимо нам не только для изучения кормовой базы рыб и не только в перспективе все большего и большего использования растительного и животного сырья, но и для ряда других проблем большого теоретического значения. Уже сейчас является возможным подойти к ряду крупнейших вопросов биогеохимического баланса гидросферы и в частности к выяснению процессов диагенеза морских донных отложений. Ни того, ни другого нельзя разрешить без знания качественно-количественного распределения жизни.

Все приведенные примеры, а их можно было бы привести значительно больше, указывают, что было бы большой ошибкой и по крайней мере близоруко отказаться от комплексного метода в гидробиологии, от широкого охвата количественными исследованиями жизненных явлений, развертывающихся в водоемах.

Вот сейчас перед гидробиологами нашей страны стоит важнейшая задача предусмотреть те изменения биологического режима наших южных морей, которые наступят в результате преобразования природы страны, и противопоставить «слепой природе» ряд рационализаторских мероприятий. Эти события встречают наших гидробиологов во всеоружии. Наши южные моря — наилучше изученные морские водоемы мира.

А как встретили бы мы эти события, если бы в наших руках уже не было громадных накопленных знаний?

Обширная исследовательская работа, которая должна проводиться на всех водоемах нашей страны, должна итти по двум основным линиям: I. Количественный учет населения в пространстве и времени — 1) количественное распределение растительных и животных организмов в водоемах; 2) биоценотическое распределение. II. Установление показателей продуктивности — 1) характеристика баланса органического вещества; 2) темп воспроизведения массовых форм (плодовитость, темп роста, возраст, биология, пищевые цепи, физико-химические особенности, стимуляторы роста и антибиотики и т. д. и т. п.).

Первое, количественный учет — основа всего последующего. Он важен не только потому, что дает количественную характеристику биологическим явлениям, но и потому, что дает возможность выделить главное из второстепенного, как в отношении отдельных массовых форм, так и в отношении ведущих процессов.

Говоря словами Т. Лысенко, «выбор объекта играет большую роль в теоретической работе. Интересных вопросов много, но из всего интересного для исследования надо избирать наиболее значимое... Объект практически значимый заставляет самые глубокие вопросы теории решать под углом зрения практики, а это главное для решения вопросов теории, так как критерием истинности теории является практика» (1949). А как же это сделать иначе, как не на основе биологической таксации (количественного учета), дающей возможность выделить ведущие формы и ведущие процессы?

Только на основе количественного анализа у нас смогли появиться такие капитальные исследования, как работа В. Воробьева по бентосу Азовского моря, А. Шорыгина по питанию рыб Каспийского моря, В. Богорова и Б. Мантейфеля по планктону наших арктических морей, Я. Бирштейна по бентосу Каспийского моря и многие другие. Только на основе количественных исследований могут возникнуть и получить свою конкретную реализацию планы реконструкции флоры и фауны наших морских и материковых водоемов.

Все изложенное выше дает право закончить эту короткую статью утверждением, что советская гидробиология — наука, достаточно четко определившая свои задачи и методы и достигшая значительных успехов, что она нужна стране, что это живая и актуальная наука, имеющая полную возможность итти в ногу с развитием социалистического хозяйства в удовлетворении предъявляемых к ней запросов.

Литература

1. Агробиология, Большая советская энциклопедия, т. 1, 1950.— 2. Броцкая В. А. и Зенкевич Л. А., Биологическая продуктивность морских водоемов, Зоол. журн., XV, 1, 1936.— 3. Верещагин Г. Ю., Лимнология и пути ее современного развития, Исследования озер СССР, вып. 1, 1932.— 4. Жадин В. И., Современное состояние и задачи гидробиологии в свете учения Вильямса — Мичурина — Лысенко, Зоол. журн., т. XXVIII, 3, 1949.— 5. Жадин В. И., Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии пресных вод, Жизнь пресных вод, т. III, 1950.— 6. Зенкевич Л. А., Производительность морских водоемов СССР, тезисы, Тр. фаунист. конф. Зоол. ин-та, 3—8. II. 1932, 1934.— 7. Зенкевич Л. А., Фауна и биологическая продуктивность моря, т. I, 1951; т. II, 1947.— 8. Зернов С. А., Общая гидробиология, 1934, 1949.— 9. Карзинкин Г. С., Теория биологической продуктивности водоемов как рабочая схема, Зоол. журн., т. XV, 2, 1936.— 10. Муравейский С. Д., Пути построения теории биологической продуктивности водоема, Зоол. журн., т. XV, 4, 1936.— 11. Никольский Г. В., О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме биологической продуктивности, Зоол. журн., т. XXIX, 6, 1950.— 12. Россолимо Л. Л., Задачи и установки лимнологии как науки, Тр. лимнолог. станции в Косине, № 17, 1934.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 2

ЧТО ТАКОЕ ПРОБЛЕМА БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОЕМОВ И КАК СЛЕДУЕТ РАБОТАТЬ НАД ЕЕ РЕШЕНИЕМ [1]

В. В. КУЗНЕЦОВ

Мурманская биологическая станция Академии Наук СССР

В Зоологическом журнале Г. В. Никольский [7] выступил с критической статьей, в которой совершенно справедливо указал на ряд существенных недостатков в организации биологических исследований на водоемах. Однако в целом ряде случаев сам автор упомянутой статьи допускает серьезные теоретические ошибки и недостаточно отчетливо представляет себе задачи биологической науки в области решения вопросов, связанных с освоением создающейся в водоемах продукции.

Прежде всего несколько слов об основных теоретических установках Никольского [6]. Никольский всюду утверждает, что «основным моментом, который определяет величину поголовья стада, является обеспеченность его популяции кормом». Такое утверждение свидетельствует лишь об ограниченности понимания автором всего бесконечного разнообразия действующих в природе факторов среды, определяющих не только выживаемость составляющих популяцию особей, но и весь ход свойственных им биологических процессов. Для утверждения, что господствующую роль играет «пищевой фактор», нужно еще доказать, что в природных водоемах всегда наблюдается недостаток пищи и поэтому последняя становится фактором, ограничивающим численность рыб. Представление об исключительном и определяющем значении количества пищи возникло на основе чисто механистического представления, источником которого служит то обстоятельство, что обычно содержимое кишечника рыбы соответствует имеющемуся животному населению в занимаемом ею местообитании. Но никто и никогда еще не доказал, что в природных водоемах всегда имеется недостаток пищи и что поэтому количество пищи всюду является фактором, ограничивающим численность рыб. Широко известно, что при отсутствии «излюбленного» корма, рыба совершенно безболезненно переходит на другую пищу, не обнаруживая никаких признаков угнетения. Даже в практике рыболовства часто в качестве наживки используются такие виды беспозвоночных, с которыми рыба обычно никогда не встречается (например, морской пескожил для ловли трески или этот же пескожил и гаммарус для ловли пресноводной кумжи). Известно, например, что некоторые изменения, происходившие в последние годы в гидрологическом режиме Баренцова моря, вызвали перемещение кормовых площадей трески, причем это перемещение не было связано с перемещением кормовых объектов, и на новых местах треска перешла на питание по преимуществу другой пищей. Вообще все представление об избирательной способности в питании рыб требует серьезного пересмотра, так как накопившиеся в последние годы факты свидетельствуют о том, что рыба может питаться и действительно

[1] Печатается в дискуссионном порядке.

питается любыми доступными ей в силу морфологических и экологических особенностей видами пищи и что состав последней определяется не «излюбленностью», а массовостью и доступностью тех или иных пищевых объектов.

Утверждение Никольского об исключительной роли количества пищи вовсе не соответствует и фактическому положению, наблюдаемому в таком крупном водоеме, как Белое море. Изучая биологию беспозвоночных, населяющих Белое море, мы на громадном материале установили, что целый ряд важнейших пищевых объектов (главным образом ракообразных) представлен здесь в значительно большем количестве, чем аналогичные виды в Баренцовом море, и обладает бо́льшими воспроизводительными способностями. Между тем известно, что рыбопромысловая продукция Белого моря значительно ниже таковой Баренцова моря.

Далее, если бы численность животных в природных водоемах определялась только запасами потребляемой ими пищи, то чем тогда можно было бы объяснить малую численность морского зверя в Баренцовом море, где он имеет неограниченное количество пищи, и высокую его численность в Белом море, где запасы пищи весьма ограничены?

Создание из пищевых ресурсов рыб своеобразного фетиша привело ихтиологию в области теории к ошибочным установкам, указывающим на ожесточенную борьбу за пищу среди рыб [10], и даже к установлению соответствующих единиц для обозначения силы этой борьбы; на практике это привело к ничем не оправданным попыткам (к счастью, пока еще экспериментальным) удобрения Белого моря с целью вызвать увеличение его и без того достаточных запасов кормовых видов беспозвоночных.

Говоря о факторах, определяющих численность того или иного вида, ни в коем случае нельзя останавливаться на каком-либо одном из них; сущность фактора, определяющего численность вида, будет зависеть от условий места и времени и от биологического состояния интересующего нас организма в момент воздействия на него того или иного фактора внешней среды. Характер внешних факторов, ограничивающих численность вида, будет изменяться не только у разных видов в пределах одного и того же водоема, но и у одного и того же вида в различных его местообитаниях, в разное время года и в разные годы. Задача биологического изучения водоемов именно в том и состоит, чтобы познать эти факторы, понять их причинную взаимосвязь, степень воздействия их на организм и научиться управлять ими.

Оперируя приводимым в своей статье фактическим материалом об изменчивости плодовитости атлантических и тихоокеанских рыб и плодовитости одних и тех же видов рыб в различных водоемах, Никольский утверждает, что и эти изменения обусловлены различием в давлении «пресса хищников». Чем больше тот или иной вид рыбы подвергается истреблению хищниками или же интенсивно промышляется, тем более возрастает его плодовитость, обусловленная увеличением количества пищи, остающейся на долю каждой неистребленной особи. Такое представление, по меньшей мере слишком примитивное и потому неверное, не вскрывает и малой доли действующих в природе сил и закономерностей. Неужели автору неизвестны факты массовой гибели рыб и других животных от самых различных условий, не имеющих ничего общего с истреблением их хищниками или интенсивным промыслом (заморы, обсыхание или обмерзание, выбрасывание волной, болезни и т. п.)? Таким образом, можно считать совершенно очевидным, что элиминирующим фактором являются не только хищники. Еще более трудно понять, каким образом пища, если даже допустить правильность предпосылки Никольского, воздействует на изменение плодовитости.

Не поняв существа взаимодействия свойственных организму биологических процессов, Никольский повторяет механистические утверж-

дения Васнецова [1, 2] о том, что время половой зрелости у рыб коррелирует не с возрастом, а с размерами тела. В отношении беспозвоночных мы уже показали [4] ошибочность взглядов Васнецова, поддержанных в последние годы Паленичко [8] и Савиловым [9]. В отношении рыб также имеются факты, не согласующиеся со взглядами Васнецова (например, размножение карликовой беломорской трески). Васнецов, а вслед за ним Паленичко и Савилов ставят развитие организма в полное подчинение скорости его роста; это не может быть правильным, так как сейчас едва ли нужно доказывать, что рост и развитие, являясь в достаточной мере различными процессами, требуют для себя обычно различных условий и чаще всего эти два процесса не совпадают по времени. В природе обычно ускорение развития и повышение плодовитости на единицу живого веса связано с замедлением роста, а ускорение роста — с замедлением развития и снижением плодовитости на единицу живого веса. Нам кажется, что размеры половозрелых особей, возраст половозрелости, индивидуальная плодовитость и плодовитость популяции определяются отнюдь не скоростью роста, а конкретными условиями существования живых особей в данном местообитании и коррелируют со степенью возрастной элиминации, обуславливаемой всем комплексом условий среды, в котором роль пищи и хищников чаще всего сводится к нулю. В дальнейшем изложении мы приведем некоторые примеры, показывающие подлинную природу факторов среды, ограничивающих и контролирующих численность животных.

Таким образом, основной теоретической ошибкой Никольского является признание за пищей и поедаемостью роли факторов, всегда и всюду определяющих и контролирующих численность рыб и других животных. Этим самым он сужает рамки предстоящих исследовательских работ в области биологии водоемов. Мы со всей решительностью можем заявить, что «гидрофизиология» Скадовского и «гидротрофология» Гаевской, вызвавшие благосклонное отношение Никольского, не имеют реальных перспектив для своего самостоятельного развития в области познания естественных водоемов и закономерностей протекающих в них биологических процессов. И несомненно, никакия другая наука, основывающаяся на изучении какого-либо одного биологического явления, не может претендовать на возможность подлинного познания сложнейших процессов жизнедеятельности живых организмов.

Фактический материал, приводимый в статье Никольского, ограничивается лишь упомянутыми материалами о плодовитости рыб; никаких доказательств правильности и прогрессивности отстаиваемых им позиций (в прогрессивном значении которых я не сомневаюсь) не приводится. Это создает впечатление, что эти позиции пока еще только намечаются, а поэтому и содержат в себе упомянутые серьезные ошибки.

Основное содержание статьи Никольского направлено на критику, точнее говоря, на полный разгром «так называемой, комплексной биологической науки гидробиологии».

В какой мере справедливы упреки Никольского по адресу гидробиологии как науки?

Прежде всего заметим, что сама по себе наука еще не виновата в том, что выпускаемые университетами специалисты не знают живых организмов и не могут работать в области биологии водных животных и растений. Я склонен в этом обвинить не науку, а ее конкретных носителей, тех, кто преподает ее с университетских кафедр, находясь еще в плену отживающих представлений и методов. Неудовлетворительная подготовка кадров не может свидетельствовать о негодности науки. Доказательством этому служит перестройка преподавания в высшей школе генетики, давшая весьма положительные результаты за какие-нибудь два года. Справедливый упрек Никольского, указывающего на неполноценность подготовляемых специалистов, должен лишь заставить

нас пересмотреть университетские программы и максимально приблизить их к современным задачам и уровню развития гидробиологии.

Отрицая за гидробиологией заслуги в части решения практических задач народного хозяйства, Никольский вместе с тем говорит, что и ихтиология еще по существу ничего не сделала, так как до последнего времени находилась в плену гидробиологии. Это заставляет его всю остроту своей критики направить именно в адрес последней, как наибольшего зла. Однако, не зная гидробиологии и не признавая ее, он и здесь допустил ряд существенных ошибок. Я могу в данной статье остановиться лишь на главнейших из них.

Утверждение, что «...проблема же биологической продуктивности водоемов в ее современной постановке рыбной промышленности ничего дать не может и как биологическая проблема вообще не существует», по самой скромной оценке не обосновано и слишком смело. Проблема биологической продуктивности водоемов, по нашему мнению, в настоящее время включает в себя два круга вопросов, тесно переплетающихся друг с другом: 1) пути и способы интенсификации промысла, ведение промысловой разведки и составление промысловых прогнозов; иными словами, сюда входит весь комплекс вопросов, связанных с рациональным использованием имеющихся и создающихся в естественных водоемах богатств; 2) пути и способы разумного изменения существующего в природе распределения и численности водных организмов.

Первый круг вопросов в настоящее время находится главным образом в ведении рыбохозяйственных исследовательских учреждений, составленных преимущественно из ихтиологов, т. е. специалистов по конечному звену продукции водоемов, и обслуживающих непосредственные нужды промысла. Однако уже и здесь целый ряд вопросов не может быть разрешен без участия гидробиологов, т. е., по устоявшейся традиции, специалистов по промежуточным звеньям продукции.

Разработка второго круга вопросов находится пока в начальной стадии, так как сейчас имеется еще мало работников, их изучающих. Эта проблема разрабатывается на Мурманской биологической станции, развернувшей в последние годы обширные исследования на Баренцовом и Белом морях.

Следует определить предмет и метод гидробиологии как науки. Никольский, цитируя Зернова [3], недоумевает по поводу бессмысленного конгломерата знаний и предметов исследования, включаемых в гидробиологию. Мы тоже недоумеваем, для чего нужно было брать определение сущности гидробиологии в устаревшем и во многом ошибочном учебнике Зернова. Определение основного содержания гидробиологии следует брать из существа стоящих перед ней задач, диктуемых запросами бурно развивающегося народного хозяйства и общим уровнем развития науки в данный конкретный момент. Исходя из этих соображений, мы определяем гидробиологию как науку, изучающую закономерности биологических процессов, свойственных водным организмам, как науку, изучающую изменчивость в ходе этих процессов под влиянием конкретных условий существования водных организмов. Такая постановка задачи открывает перед нами возможность познания точной количественной зависимости хода того или иного биологического процесса от определенных факторов внешней среды, а это, в свою очередь, определит пути и способы направленного изменения общего биономического облика водоема, а следовательно, и его продукционных свойств. Из всего разнообразия свойственных организму биологических процессов основное внимание следует уделять изучению процессов роста и размножения, так как от них в конечном итоге зависит численность и биомасса видов. Все это показывает, что «комплексная биологическая наука гидробиология» является действительно таковой, а специфика стоящих перед ней задач дает ей право на самостоятельное существование.

Пытаясь отстоять право гидробиологии на участие в решении проблемы биологической продуктивности водоемов и само право на существование этой проблемы, я позволю себе привести некоторые примеры из работ Мурманской биологической станции, которые свидетельствуют о том, что гидробиология уже перешагнула через свое кризисное состояние и уверенно идет по пути решения важнейших теоретических и народнохозяйственных вопросов, связанных с использованием создающейся в водоемах продукции.

В своей работе Мурманская биологическая станция давно уже отказалась от подхода к решению проблемы биологической продуктивности со стороны водоема и идет к ее решению со стороны конкретных носителей и создателей продукции — живых организмов. Об этом мы неоднократно заявляли и устно, и письменно. Странно, что это до сих пор не дошло до Никольского, заявляющего, что вся гидробиология исходит в решении своих задач не от живого организма, а от целого водоема.

Как уже сказано, из всего разнообразия свойственных живому организму биологических процессов, с точки зрения проблемы биологической продуктивности, важнейшими являются процессы роста и размножения, и именно поэтому эти два процесса служат для нас основными объектами исследования. В нашей работе мы главное внимание уделяем изучению представителей массовых видов водной фауны и флоры, так как полагаем, что познание биологических закономерностей массовых видов быстрее приведет к решению поставленной задачи, чем увлечение всякого рода биогеографическими редкостями.

Методом нашей работы служит созданный и окрепший на станции так называемый метод биологического анализа популяции, состоящий в том, что при каждом разовом сборе природной популяции того или иного вида определяются главные моменты, характеризующие его жизнедеятельность. Мы определяем следующие моменты: 1) возрастной и размерный состав популяции; 2) состояние половых продуктов у различных возрастных и размерных групп; индивидуальную плодовитость и ее изменчивость; 3) соотношение полов; зараженность паразитами; плодовитость популяции; 4) общий характер численности вида и поведение особей в момент наблюдения.

Повторяя подобные наблюдения через определенные промежутки времени в течение круглого года в самых различных местообитаниях, мы получаем представление о жизненном цикле вида, а одновременное изучение условий среды в каждом местообитании позволяет судить о степени зависимости биологических процессов от конкретных факторов внешней среды. Работа по данному виду считается законченной, если в итоге ее мы устанавливаем: 1) пpoдолжительность жизни и скорость роста; предельные размеры, достигаемые особями к концу жизни; биологически возможные предельные размеры и продолжительность жизни; 2) возраст и размеры половозрелости, периоды и сроки размножения; индивидуальную плодовитость и плодовитость популяции; 3) зараженность паразитами в разное время года; соотношение полов и его сезонные изменения; 4) степень возрастной элиминации и ее тип; характер взаимоотношений с другими видами животных и растений; 5) количество органического вещества, поступающего в водоем за счет жизнедеятельности данного вида в течение года (продукция); 6) количественную характеристику зависимости перечисленных биологических процессов от различных факторов среды.

Проводя исследования по такой программе в различных местообитаниях одного и того же вида в Баренцовом и Белом морях, мы вскрываем общие закономерности влияния условий внешней среды на направление и количественное выражение процессов роста и размножения водных организмов.

В настоящее время мы имеем подобные данные для большинства

массовых видов прибрежной фауны и флоры и уже перенесли свои исследования на открытые части Баренцова и Белого морей. Приведем в качестве примера некоторые результаты наших работ.

По данным Матвеевой [5], у некоторых моллюсков [Mytilus edulis (L.), Acmaea testudinalis (O. F. Müll.)] зрелые половые продукты часто образуются еще задолго до их вымета в воду. Само созревание половых продуктов в ряде случаев определяется температурными условиями зимы, а вымет их чаще всего стоит вне зависимости от температурного фактора. Анализируя многочисленные сборы и наблюдения, Матвеева установила, что начало вымета определяется степенью воздействия опреснения: чем в большей степени подвергается опреснению тот или иной участок, тем раньше происходит вымет половых продуктов у населяющих его моллюсков. В данном случае опреснение служит фактором, как бы предупреждающим организм о скором наступлении лета, когда его личинки найдут для себя наиболее благоприятные условия, позволяющие с наименьшими потерями закончить свой метаморфоз, так как в природе обычно всегда опреснение прибрежных поверхностных вод предшествует началу гидрологической весны и лета. Матвеева проверила свои выводы в экспериментальных условиях, и они полностью подтвердились. Уже этот маленький пример намечает пути к управлению сроками вымета половых продуктов у ряда хозяйственно ценных беспозвоночных.

Проводя исследования по биологии банального прибрежного рачка Gammarus locusta (L.), мы установили на первый взгляд странное различие в динамике его численности в Баренцовом и Белом морях. На одних участках восточного Мурмана численность этого вида остается в течение года более или менее постоянной, а на других она резко возрастает в течение лета и столь же резко падает в течение зимы. В Белом море обычно численность этого вида зимой достигает колоссальных величин, а летом сильно снижается так, что в целом ряде участков он практически исчезает вовсе. Детальное изучение биологии гаммаруса показало, что единственным надежным местообитанием, предохраняющим особей от выедания другими животными и от гибели при воздействии низких зимних температур воздуха в отлив, служит узкое пространство между нижней поверхностью камней и подстилающим грунтом. Восточный Мурман богат прибрежными каменистыми россыпями, и это дает возможность гаммарусу укрываться в них от хищников и от губительного воздействия низких температур. Однако в течение лета гаммарус находит достаточно благоприятные для себя условия под отдельно расположенными камнями и под водорослями на открытых пляжах. Высокая плодовитость и быстрое половое созревание обеспечивают развитие здесь массовых популяций в течение короткого периода лета. С наступлением осенне-зимнего похолодания на открытых пляжах бóльшая часть особей погибает от обмерзания в отлив, вследствие чего численность гаммаруса резко падает, а в некоторых местах он полностью исчезает на весь холодный период года. На каменистых россыпях гаммарус не подвергается обмерзанию и поэтому сохраняет свою численность почти неизменной. В Белом море хорошо промытые каменистые россыпи встречаются крайне редко, и в течение лета гаммарус вынужден обитать в большинстве случаев под отдельными камнями или под водорослями на илистых пляжах. Здесь обычно развивается сероводородное брожение, вызывающее усиленную гибель рождающейся молоди. Кроме того, на открытом пляже гаммарус в большей степени подвержен истреблению со стороны всякого рода хищников. Все это делает летние условия существования для него в Белом море весьма мало благоприятными, в результате чего он не может достигнуть в это время года достаточно высокой численности. Зимой, когда вдоль всех побережий Белого моря образуется ледяной припай, вся литораль становится для гаммаруса

прекрасным убежищем, вмещающим в себя по существу неограниченное количество особей. Лед предохраняет литораль от действия низких температур воздуха в отлив, и здесь обычно в течение всей зимы стоят неизменные температуры порядка от —0,7 до —1,4°. Эти температуры ни в коей мере не сказываются отрицательно на выживаемости и интенсивности размножения, а напротив, почти полное отсутствие их колебаний способствует выживаемости рождающейся молоди; в результате этих обстоятельств численность гаммаруса в течение зимы резко возрастает. После вскрытия ледяного припая развившаяся в стабильных условиях популяция оказывается мало жизнеспособной и значительная часть особей погибает от резких температурных колебаний и колебаний солености, наблюдающихся весной. Кроме того, большое количество особей не находит себе убежищ и становится жертвой различных животных, среди которых значительное место занимают крачки. Все это приводит к быстрому сокращению численности вида и сохранению его лишь в более или менее удовлетворительных убежищах. Таким образом, для этого вида фактором, ограничивающим его численность, служит наличие надежного местообитания; все иные условия (питание, температурный режим, соленость и т. п.) не препятствуют возрастанию его численности. Укажем, что по своей питательности гаммарус может служить одним из лучших кормов для рыб и установленная нами закономерность может быть с успехом использована при всякого рода рыбоводных мероприятиях, когда вопрос о пище для рыб станет действительно актуальным. Разведение же гаммаруса в искусственных условиях не представит затруднений: для него необходимо дать лишь надежные убежища, а все остальные условия в неограниченном количестве предоставит сама природа.

Белое море принято считать мало продуктивным водоемом, в котором все биологические процессы у всех видов находятся в состоянии угнетения. В качестве основной причины этого выдвигается недостаток пищевых ресурсов от самого первого (минеральные соли) до самого последнего звена пищевой цепи. Такое представление поставило в повестку дня вопрос о минеральном удобрении этого водоема. Между тем наши исследования с неопровержимой ясностью показывают, что дефицита минеральных питательных солей в этом водоеме нет и что причины низкой промысловой (рыбной) продукции Белого моря лежат как раз в обратном: здесь громадное перепроизводство первичной продукции, главным образом растений, и постепенное затухание ее с каждым последующим звеном цепи питания. Своеобразие общих гидрогеологических свойств этого водоема замедляет минерализацию органических веществ, создающихся и отмирающих в нем, в результате чего на дне водоема, главным образом в прибрежной его части и в толще воды наблюдается накопление деструктированного органического вещества. Если уж говорить о путях мелиорации Белого моря, то этот путь лежит в изъятии из него излишней растительной продукции, среди которой, для наиболее важных в промысловом отношении участков, первое место принадлежит зостере. И до тех пор, пока не будет перестроена таким образом природа Белого моря, т. е. до тех пор, пока не удастся приостановить в нем дальнейшее накопление органических остатков и разработать методы ускорения их минерализации, никакая серьезная работа по повышению его рыбопродуктивности невозможна.

Чтобы покончить с этим вопросом добавим, что ни по количеству фитопланктона, ни по скорости роста макрофитов Белое море не уступает Баренцову; напротив, во многих случаях и биомасса фитопланктона, и скорость роста макрофитов в Белом море превосходят таковые в Баренцовом.

Из беспозвоночных целый ряд видов обнаруживает в Белом море уменьшение скорости роста и снижение плодовитости. Например, обыч-

ный краб Hays araneus (L.) размножается в Белом море, имея длину карапакса от 32 до 63 мм; каждая самка вынашивает от 2606 до 38 180 икринок. Самки этого же вида, обитающие вдоль побережий Восточного Мурмана, при размножении имеют длину карапакса от 51 до 99 мм и вынашивают уже от 9250 до 109 680 икринок каждая. Интересно, что, если верить данным, приводимым в сводке Шелленберга (Schellenberg [12]), в Северном море размножающиеся самки этого вида имеют длину карапакса от 57 до 74 мм и вынашивают всего лишь от 10 до 23 тысяч икринок каждая.

Сходную картину мы можем наблюдать и в отношении литорального бокоплава Gammarus locusta. На восточном Мурмане максимальная длина тела размножающихся самок достигает 29 мм, а индивидуальная плодовитость — 190 зародышей. На Белом море[1] длина тела размножающихся самок не превышает 19 мм, а индивидуальная плодовитость — 98 зародышей. По данным Блегвада (Blegvad [11]), в датских водах самки этого вида при размножении достигают 22 мм и вынашивают до 152 зародышей.

Таким образом, наблюдается довольно интересная закономерность, выражающаяся в том, что особи, населяющие Баренцово море, обладают повышенной скоростью роста и повышенной плодовитостью, а к юго-западу и к юго-востоку от него размеры и плодовитость снижаются.

Вместе с тем целый ряд видов обнаруживает обратное. Например, самки обычной креветки Eualus gaimardi (M. Edw.) размножаются на восточном Мурмане при длине тела от 27 до 39 мм (длина от основания глазного стебелька до конца тельсона) и вынашивают от 47 до 769 икринок каждая. В Белом море размножающиеся самки этого вида имеют уже длину тела от 34 до 59 мм и вынашивают от 138 до 1023 икринок каждая. Самки наиболее обычного и наиболее массового сублиторального бокоплава Anonyx nugax (Phip.) на восточном Мурмане размножаются при длине тела от 12 до 24 мм и вынашивают каждая от 15 до 168 зародышей, а на Белом море самки этого вида достигают длины тела 46 мм и вынашивают до 950 зародышей каждая. Эти примеры можно было бы значительно увеличить, но сказанного достаточно для того, чтобы понять недопустимость суждения о продуктивных возможностях населяющих водоем организмов, исходя из общих свойств водоема, а не из знания биологии каждого представителя его фауны и флоры.

Интересную картину, свидетельствующую о том, что ход биологических процессов определяется не общими свойствами водоема, а конкретными условиями существования в каждом местообитании, можно наблюдать на примере менее подвижных животных, у которых обычно весь их жизненный цикл завершается в пределах более или менее ограниченного участка. Например, брюхоногий моллюск Littorina saxatilis (Olivi) в пятилетнем возрасте имеет размер раковины (диаметр последнего завитка) в различных местообитаниях восточного Мурмана от 7,5 до 18,0 мм и вес от 150 до 2000 мг. Разовая индивидуальная плодовитость самок колеблется здесь от 20 до 1200 зародышей. В различных местообитаниях Белого моря литторины в этом возрасте (там они не всегда его достигают) имеют размер раковины от 6,1 до 13,4 мм, а вес — от 80 до 900 мг. Индивидуальная плодовитость колеблется от 27 до 317 зародышей. В различных местообитаниях обоих морей, кроме того, меняются возраст и размеры особей при наступлении половозрелости, соотношение полов и популяции, зараженность паразитами, плодовитость популяции и т. д. и т. п. Интересно, что плодовитость не всегда прямо пропорциональна размерам особей. Например, на Зимнем берегу Горла Белого моря взрослые самки, имеющие размер раковины в среднем 10,1 мм, вынашивают по 164 зародыша каждая, а на открытом берегу Во-

[1] Имеются в виду бассейн и заливы Белого моря; в Воронке и Горле размеры и плодовитость не отличаются от мурманских.

ронки Белого моря, при размерах раковины 8,7 мм, самки этого вида вынашивают по 212 зародышей каждая. С другой стороны, около устья реки Харловки самки с размером раковины 14,5 мм вынашивают по 246 зародышей каждая, а самки, населяющие кутовую часть губы Дроздовки, при размерах раковины 8,6 мм вынашивают только 88 зародышей каждая.

К сожалению, здесь мы не можем более подробно остановиться на этом вопросе. Приведенные примеры по изменчивости биологических показателей литторины свидетельствуют о том, что изучение изменчивости биологических процессов следует вести, опираясь на знание их специфики в каждом местообитании; одновременно с этим должны изучаться микроклиматические особенности каждого местообитания.

Полемический характер и размеры настоящей статьи не позволили мне изложить и малой доли научных результатов работы Мурманской биологической станции, но приведенных примеров достаточно, чтобы понять правильность и прогрессивность ее гидробиологических позиций и тем самым показать необходимость участия гидробиологии в решении актуальных задач современности.

Литература

1. Васнецов В. В., Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых, Зоол. журн., т. XIII, вып. 3, 1934.— 2. Васнецов В. В., Рост рыб как адаптация, Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., т. 52 (1), 1947.— 3. Зернов С. А., Общая гидробиология, Биомедгиз, 1934, Изд-во АН СССР, 1949.— 4. Кузнецов В. В., О минимальных размерах половозрелых особей среди морских беспозвоночных, ДАН СССР, т. LXXII, № 6, 1950.— 5. Матвеева Т. А. Влияние опреснения на размножение мидий Восточного Мурмана, ДАН СССР, т. LXXV, № 1, 1950.— 6. Никольский Г. В., О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью рыб, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 1, 1950.— 7. Никольский Г. В., О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме биологической продуктивности водоемов, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 6, 1950.—8. Паленичко З. Г., Особенности биологии беломорских мидий, Зоол. журнал, т. XXVII, вып. 5, 1948.— 9. Савилов А. Л., Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря, автореферат диссертации, Океанолог. ин-т АН СССР, 1950.— 10. Шорыгин А. А., Количественный способ изучения пищевой конкуренции рыб, Зоол. журн., т. XXV, вып. 1, 1946.— 11. Blegvad H., On the biology of some danish Gammarids and Mysids, Rep. Danish Biol. Stat., t. 28, 1922.— 12. Schellenberg A., Krebstiere oder Crustacea, Decapoda, Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, Bd. 10, 1928.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 2

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЗАНЕФТЕВАННЫХ ВОДОЕМОВ КАК МЕТОД ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ СЛЕПНЕЙ (TABANIDAE) И ИХ ИСТРЕБЛЕНИЯ

К. В. СКУФЬИН

Кафедра зоологии беспозвоночных Воронежского государственного университета

1. Введение

Слепни представляют, как известно, одну из важнейших групп кровососущих паразитов домашних животных, в первую очередь лошадей и рогатого скота. В ряде местностей СССР они имеют заметное экономическое и ветеринарно-медицинское значение, что делает актуальным изучение экологии этих насекомых и возможных способов их истребления. Еще в 1915 г. Порчинский обратил внимание на своеобразную биологическую особенность слепней — посещение водоемов для питья. Слепни родов Tabanus, Chrysops и Heptatoma в жаркую погоду подлетают к водоему и, ударяясь о его поверхность нижней частью тела, уносят с собою каплю воды. Порчинский предложил покрывать небольшие лужи вблизи пастбищ слоем нефти или керосина. Слепень при соприкосновении с керосиновой пленкой обволакивается и вскоре гибнет на поверхности лужи. Такие занефтеванные водоемчики были названы Порчинским «лужами смерти».

Порчинский провел лишь первые предварительные опыты. Целый ряд вопросов требовал значительного уточнения, в частности неясны были вопросы территориальных рамок метода, связи с климатическими факторами, сезонных и суточных изменений истребительного эффекта, не говоря уже об экономической целесообразности метода; все это препятствовало его практической реализации. Н. Г. Олсуфьев [1] в 1930—1931 гг. поставил опыты с «лужей смерти» в Ленинградской области, показавшие значительную эффективность способа в условиях устойчивой жаркой погоды. При обычной для Ленинградской области неустойчивой погоде, когда дождливые дни чередуются с жаркими и тихими, эффективность «лужи смерти» в целом за сезон ничтожна. Автор в общем итоге пока воздерживается от рекомендации практического использования этого метода для Ленинградской области. Несомненно, большую эффективность этот метод показал в условиях Московской области (Олсуфьев, 1947).

Эффективность «луж смерти» оказалась еще большей в условиях лесостепи (Скуфьин [4]), где в отдельные дни численность погибших слепней достигала 500 экземпляров в сутки на 1 м^2. Это позволило нам рекомендовать данный метод для производственного испытания в колхозах.

Разработку метода «луж смерти» следует признать еще далеко недостаточной, в частности неясны сезонная и суточная динамика его истребительного действия и связь с метеорологическими факторами и не выяснены возможности метода для исследования биологии и экологии слепней. В настоящей работе сделана попытка в условиях лесостепной зоны выполнить хотя бы часть этих задач.

2. Район работы и методика

Основная работа с занефтеванным водоемом проведена на территории Сомовского лесхоза (в 15—18 км от г. Воронежа) в глубине лесного массива, прорезаемого узкой речкой с тихим течением (р. Усманка). Довольно широкая пойма этой реки занята лугами, старой черно-ольховой топью или более молодыми опутанными хмелем зарослями черной ольхи, березы, ивы, крушины ломкой, черемухи, клена татарского

вперемежку с могучей порослью тростника, крапивы, дягиля лекарственного и других представителей околоводной флоры. На песчаных террасах, занятых сосновым бором, в междюнных понижениях рассыпаны многочисленные осоковые, тростниковые и, реже, моховые болотца, как правило, пересыхающие летом.

Занефтеванный водоем был устроен на правобережной песчаной террасе в одном из междюнных понижений, занятых тростниковым болотом. Объектами питания слепней в этом районе являлись в период исследований около 100 голов рогатого скота и до 10 лошадей, которые паслись в окрестном лесу. В начавшем пересыхать тростниковом болоте с краю был вырезан лопатой на глубину 30 см квадрат площадью в 1 м², который вскоре заполнился грунтовой водой почти доверху. По мере понижения грунтовых вод водоем приходилось несколько углублять. Водоем несколько раз за сезон покрывался слоем керосина (100 г) и время от времени очищался от плавающего сора; для борьбы с бактериальной пленкой его энергично взбалтывали. Извлеченные из водоема слепни немного обсушивались и обрабатывались бензином. Определялся материал по монографии Н. Г. Олсуфьева [2], любезно проверившего сомнительные формы и давшего по теме ряд ценных указаний.

3. Эффективность истребительного действия занефтеванного водоема

Слепневый сезон 1947 г. характеризовался сравнительно прохладной второй половиной мая, а с 31.V по 5.VI были дожди и даже ночные заморозки, в связи с чем опыты с лужей были начаты лишь 8.VI. Нам не удалось в этом году организовать непрерывные ежедневные сборы в течение всего сезона, тем не менее за период действия лужи с 8.VI по 28.IX было 49 «рабочих дней», когда в конце дня собирались слепни, погибшие за данный день. Всего за это время с опытного водоема было собрано 2914 слепней. При полном сборе это число несомненно было бы удвоено.

Весь сезон действия водоема характеризовался значительным преобладанием антициклональной устойчивой погоды. В июне были два дождя ливневого характера, вслед за которыми продолжались ясные дни. Дневные температуры воздуха в конце июня держались около 25—30°. Июль, август и сентябрь характеризовались пониженным количеством осадков, и за этот период было несколько коротких (3—4 дня) моментов циклонической деятельности, когда дневные температуры были явно неблагоприятны для лета слепней.

За этими исключениями температура среди дня характеризовалась высокими показателями. Так, с 5 по 11.VII были отмечены температуры от 29,5 до 36°; с 7 по 14.VIII — от 27 до 31,5°, с 22 по 27.VIII — от 24 до 26,7°. Лишь в сентябре, за исключением двух дней, дневные температуры не превышали 20°. День с максимальным сбором слепней с водоема — 10.VII — был жарким (до 33°). Всего за этот день было собрано 509 слепней, причем максимальный сбор за один час действия водоема дал 72 слепня (между 10 и 11 час. дня при температуре воздуха 31°).

В июне было произведено всего два дневных сбора, давших 41 и 134 слепня; в июле восемь дневных сборов, давших от 70 до 509 слепней за день; в августе — 23 дневных сбора, давших от 5 до 157 слепней и, наконец, в сентябре — 16 дневных сборов, давших от 3 до 28 слепней. При этом следует подчеркнуть, что даже в конце сентября водоем давал до 20 слепней в день, а всего за этот месяц собран 251 слепень.

В 1948 г., в связи с ранним наступлением высоких дневных температур (без обычного весеннего возврата холодов), нами отмечен весьма ранний вылет слепней, а именно 5.V, и уже к середине мая начался интенсивный лет. Контрольный водоем, действовавший в 1947 г., был расширен до 1,5 м² и пущен в действие 6. VI, когда лет слепней уже достиг своего пика. На исключительно высоком количественном уровне этот лет продержался лишь до 25.VI, после чего имел место необыкновенно резкий спад численности слепней, подобного которому нам наблюдать ранее не приходилось. Метеорологическая обстановка летнего сезона в этом году характеризовалась антициклональной устойчивостью, повышен-

ными температурами, тихими и ясными днями и отсутствием возврата холодов в первую свою половину, до 25.VI, когда количество слепней беспрерывно нарастало. Однако с последней пятидневки июня стало заметным преобладание циклональной деятельности. Хотя температуры в середине дня в июле и августе держались большей частью на уровне 22—26°, тем не менее большинство дней характеризовалось переменной и довольно значительной облачностью и свежим ветром. Резкое падение численности нападающих слепней совпало с этим переломом в метеорологических условиях сезона. Но так как степень падения численности слепней (рис. 1) далеко превосходила степень изменения этих метеорологических условий, все же допускавших нормальный лет, возможно влияние и других факторов, оставшихся не вскрытыми.

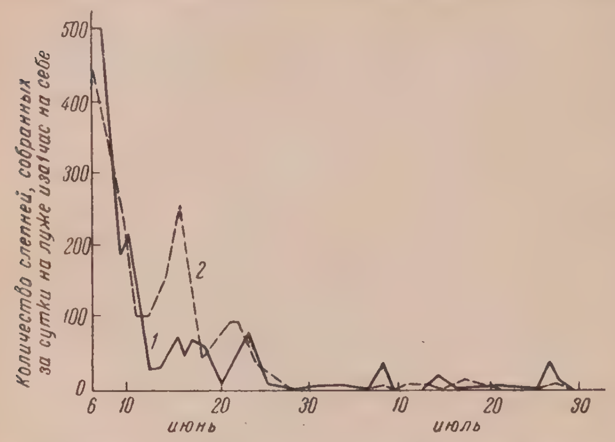


Рис. 1. Эффективность истребительного действия занефтеванной лужи в сравнении с эффективностью сборов на себе в 1948 г.

1 — на себе, *2* — на луже

С 6.VI по 31.VII 1948 г. контрольный водоем работал непрерывно. После этого, в августе и сентябре 1948 года, лужа приносила лишь единичных слепней в отдельные дни. Последний сбор произведен 17.IX.

Всего за сезон собрано с этой площади 2088 слепней, из них 1870 в июне, 207 в июле и 11 в августе и сентябре. Два дня с максимальными сборами — 7 и 8.VI — при температуре воздуха, достигавшей 33—34,5°, дали в общей сложности 1004 слепня.

Общую эффективность водоема в 1948 г. следует оценить как неустойчивую и, за исключением этих двух дней, низкую, что следует объяснить в период до 25.VI гидрологическими условиями данного сезона, а после этого периода, кроме того, и общим понижением численности слепней в районе.

4. Видовая специфика истребительного действия занефтеванного водоема

Методы абсолютного учета слепней, как известно, не разработаны, ввиду чего выявление степени истребительного действия занефтеванного водоема на различные виды слепней пришлось основывать на сравнении с данными количественного учета нападающих слепней на себе. Единицей учета в 1947 г. был избран результат сбора энтомологическим сачком на одном месте, в 25 м от водоема, в течение 20 минут, причем во время суточных наблюдений такие учеты проводились каждый час всего времени действия лужи, обычно от 6 час. утра до 8 час. вечера. Одновременно каждый час снимались с водоема и пойманные слепни. Для сравнения результатов сбора на себе и на луже мы при этом использовали только самок, вычисляя процент каждого вида по отношению к общему количеству самок. Таких суточных учетов в 1947 г. проведено семь (два в июне, два в июле и три в августе).

В 1948 г., параллельно с беспрерывным ежедневным сбором слепней

с контрольного водоема, производился контрольный учетный сбор слепней на себе в течение часа в средние часы (12—14) каждого дня.

Сравнивая результаты этих параллельных сборов, производившихся разными способами, но в одном месте и в одно время, мы стремились выявить видовые особенности в посещении слепнями водоемов. Мы, однако, отдавали себе отчет в том, что здесь фактически сравниваются два метода учета, каждый из которых является относительным. Отсюда естественна значительная пестрота полученных результатов. Так, в 1939 и особенно в 1947 гг. в сборах на луже было заметно меньшее количество массового вида — златоглазиков Chrysops pictus; однако в 1948 г., наоборот, заметно меньшие количества этого златоглазика были в сборах на себе. Это обстоятельство требует значительной осторожности при сравнении описанных методов; но даже при соблюдении этих условий можно отметить ряд несомненных особенностей в истребительном действии лужи. Как уже отмечалось Порчинским [3], на лужу не попадают дождевки Chrysozona. Действительно, дождевки, по нашим наблюдениям, посещают лужу очень редко и сосут воду исключительно из сырой почвы с краев лужи; поэтому они не попадают в нефтяной слой. Среди свыше 6000 слепней, собранных нами на луже за три года, попалось только 8 дождевок Chrysozona pluvialis L., и то исключительно самок, очевидно, попавших в лужу случайно, вероятно, при нападении дождевок на лицо, собиравшее слепней с лужи.

Наиболее массовыми видами, уничтоженными занефтеванной лужей, оказались Tabanus solstitialis, T. tropicus, T. bovinus и Chrysops pictus. Эти же виды преобладают и в сборах на себе. При сравнениях мы из сборов на себе исключали дождевок, заведомо не имеющих отношения к истребительному действию лужи.

Относительные количества перечисленных выше видов в сборах на луже 1947 г. за 7 суточных наблюдений приведены в табл. 1.

Таблица 1

Относительные количества наиболее массовых видов слепней, собранных на занефтеванной луже и на себе (в %)

Наименование видов	1947 г.		1948 г.	
	на луже	на себе	на луже	на себе
Tabanus solstitialis Schin	35,0	30	25,0	49,5
Tabanus tropicus Pz.	15,0	33	43,0	29,0
Tabanus bovinus Lw.	4,7	2	7,6	9,1
Chrysops pictus Mg.	14,0	16	11,9	2,9
Всего	68,7	81	87,5	90,5
Остальные виды . . .	31,3	19	12,5	9,5

В 1948 г. наблюдения проводились с 6.VI по 31.VII. Как видно из табл. 1, эти четыре вида занимают здесь еще большую долю в общих сборах. На следующем месте по численности в сборах на луже стоят виды Tabanus glaucopis Mg., T. distinguendus Verr., T. bromius L. и Chrysops caecutiens L. В семидневных сборах 1947 г. эти виды занимали 21%, а в сборах 1948 г.— 5,5%. При этом поздний вид T. glaucopis в августе и сентябре был уже преобладающим. В сборах на себе этот вид всегда занимал незначительное место. Как видно, этот вид сравнительно мало нападает на человека. В сборах 1948 г., как на себе, так и на луже, в отличие от прежних лет, значительное место занял Tabanus maculicornis Ztt. (5,3% всех слепней, собранных на луже). Наоборот, Та-

banus bromius в этом году был менее заметным (1%). Относительно последнего вида следует отметить, что часть слепней T. bromius пьет воду с поверхности влажной почвы и края лужи и таким образом избегает ее истребительного действия. Нам удавалось набирать большее количество этого вида, действуя сачком над лужей и ее краями. В наших небольших сборах на рогатом скоте T. bromius занимает заметно бо́льшую долю, чем на луже или среди нападающих на человека.

Заметно реже на луже встречается Tabanus fulvus Mg.— всего одна самка на луже против девяти в сборах на себе 1947 года.

Chrysops relictus Mg., который держится в заметных количествах по берегам р. Усманки и Маклокского прvда, в небольшом количестве ловился и на себе у контрольной лужи. В то же время на луже не было поймано за оба года ни одного экземпляра этого вида. Мы объясняем это связью златоглазиков с указанными выше водоемами, из которых они в поисках добычи отлетают в глубь леса; здесь, как видно, маленькие лесные водоемчики их не привлекают.

5. Сезонная и суточная динамика слепней по результатам истребительного действия занефтеванного водоема

Если сравнить количество собранных в 1947 г. слепней на себе (в сумме 20-минутных сборов, производимых каждый час в течение дня) с количеством самок слепней, собранных на луже в итоге того же дня (рис. 2), то легко отметить возрастание относительной эффективности

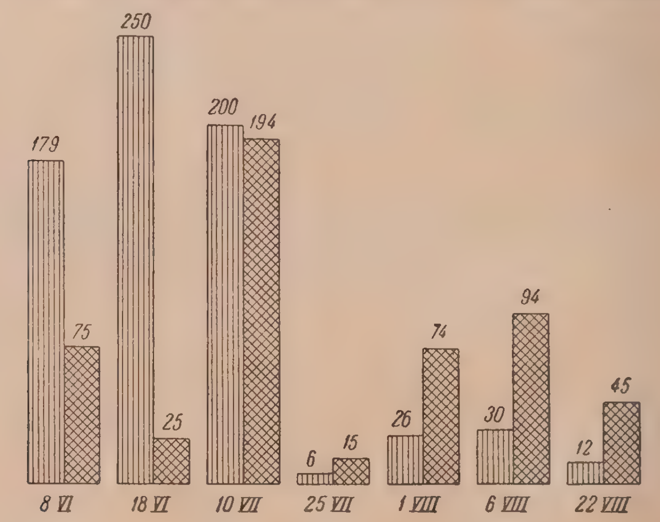


Рис. 2. Сравнение эффективности истребительного действия занефтеванной лужи (штриховка) с эффективностью сборов на себе (сплошные колонки) в 1947 г. Цифры означают количество слепней, собранных за сутки

истребительного действия занефтеванного водоема от июня к июлю и августу, что связано со значительным подсыханием болот и луж и, следовательно, с уменьшением площади водоемов, пригодных для питья.

Сезонная динамика видов, по данным сборов на занефтеванной луже, представлена на рис. 3. В июне основным видом является Tabanus tropicus. В июле наблюдается максимальное разнообразие видов со значительным преобладанием Tabanus solstitialis — злостного кровососа, охотно нападающего на человека, и затем T. bovinus, T. bromius и Chrysops pictus. В августе имело место постепенное исчезновение видов. Основное значение приобретает в этих лесных условиях Tabanus glaucopis, появ-

ляется T. nigricornis. На протяжении всего месяца встречались T. solstitialis, T. bromius и Chrysops pictus. Наконец, в сентябре почти безраздельно господствует T. glaucopis, с небольшим участием T. solstitialis.

Сезонная динамика видов, по данным сборов на луже, в общем совпадает с динамикой, определяемой по сборам нападающих слепней (исключая, конечно, дождевок). Однако, используя метод занефтеванного водоема, удалось отметить и некоторые особенности. Так, один из массовых видов — Tabanus tropicus в сборах на себе позже 5.VII уже не встречался. На луже в 1947 г. этот вид регулярно встречался до 7. VIII, причем с значительным преобладанием самцов, а с 12.VII были собраны исключительно самцы. В 1948 г. T. tropicus не попадался в сборах на себе уже с 23.VI, а в сборах на луже он был представлен до 27. VII, причем с преобладанием на этот раз самок. Таким образом, T. tropicus, сходя с арены как кровосос, еще некоторое время доживает в природе.

Таблица 2

Соотношение полов Tabanus glaucopis Mg. в сборах с лужи в 1947 г.

Декада	Всего слепней	% самок	% самцов
1, VIII— 9.VIII	136	25	75
10. VIII—19.VIII	13	31	69
20. VIII—29.VIII	496	50	50
30. VIII— 9.IX	85	69	31
10.IX —19.IX	39	44	56
20.IX —29.IX	139	68	32
Всего . . .	908	50,5	49,5

В 1947 г. мы сравнительно полно изучили динамику Tabanus glaucopis; от начала и до конца лета производились довольно регулярные сборы с лужи. При этом выявились определенные изменения в соотношении полов, что видно из данных табл. 2.

При общем равном соотношении полов, в начале сезона преобладают самцы, в конце — самки, что следует связать с обычно более ранним вылуплением самцов. Однако соотношение полов в сборах на луже весьма неустойчиво. Так, в сборах 1947 г. за весь сезон у Tabanus tropicus самки составляли всего 26%, а в сборах 1948 г. из того же места — 59%; у Chrysops pictus в 1947 г. самки составляли 34%, а в 1948 г. с этой же лужи — 58%. Повидимому, это соотношение колеблется в зависимости от целого ряда привходящих моментов (например, близость объектов нападения слепней, привлекающих самок или, наоборот, уводящих их в сторону).

Таблица 3

Продолжительность действия занефтеванной лужи по данным 1947 г.

Дата	Начало действия, утро	Конец действия, вечер	Общая продолжительность в часах
8.VI	8 ч.	18 ч.	10
18.VI	9 ч.	19 ч.	10
10.VII	6 ч. 30 м.	20 ч. 30 м.	14
25.VII (прохлад-	9 ч. 30 м.	18 ч. 30 м.	9
1.VIII ный день)	8 ч. 30 м.	18 ч. 30 м.	10
7.VIII	9 ч. 30 м.	18 ч.	8 1/2
22.VIII	11 ч. 30 м.	17 ч.	5 1/2

На основании семи суточных наблюдений за действием контрольного водоема в 1947 г. можно было выяснить некоторые особенности суточной динамики слепней. Продолжительность действия занефтеванной лужи видна из данных, приведенных в табл. 3.

В июне действие лужи началось на 1 час (8. VI) или даже 2 часа (18.VI) позднее момента первого появления слепней в воздухе, что следует объяснить несколько повышенной влажностью воздуха и вообще меньшей посещаемостью лужи, как это можно усмотреть из сравнения

со сборами нападающих слепней (табл. 4). В июле действие лужи утром начиналось сразу же по достижении температуры 17—18°, одновременно с появлением слепней рода Tabanus в воздухе, что 10.VII имело место уже в 6 ч. утра. То же самое относится и к прекращению действия вечером. Таким образом, наибольшая продолжительность действия занефтеванной лужи вызывается сочетанием достаточно длинного дня, высоких температур и соответствующих гидрологических условий, что имело место в июле 1947 г. В августе уже ощущалось влияние сокращения дня и более позднего согревания воздуха, и «рабочий день» лужи укоротился приблизительно вдвое по сравнению с июлем. В сентябре мы не производили суточных наблюдений, но продолжительность действия в этом месяце не превышала 4—5 часов середины дня.

Таблица 4

Суточная динамика слепней по данным сборов сачком на себе и на занефтеванной луже в 1947 г.

Время наблюдений	18 июня				10 июля			
	т-ра воздуха в °С	влажн. воздуха в %	сборы сачком	сборы на луже	т-ра воздуха в °С	влажн. воздуха в %	сборы сачком	сборы на луже
6 ч. 30 мин.	18,0	78	1	0	18,0	81	4	4
7 „ 30 „	18,0	78	1	0	22,5	65	10	10
8 „ 30 „	22,0	68	2	0	26,0	52	10	41
9 „ 30 „	23,5	63	11	5	27,0	50	12	58
10 „ 30 „	24,0	60	26	5	31,0	34	21	72
11 „ 30 „	25,5	60	14	3	32,0	34	4	52
12 „ 30 „	25,0	69	39	7	32,0	39	5	25
13 „ 30 „	24,5	57	22	6	33,5	29	12	27
14 „ 30 „	24,5	59	21	3	33,5	33	11	24
15 „ 30 „	26,5	55	35	7	33,5	34	15	46
16 „ 30 „	25,5	60	23	1	33,0	31	25	39
17 „ 30 „	25,0	57	18	1	32,0	31	17	42
18 „ 30 „	25,0	57	25	3	29,5	44	20	50
19 „ 30 „	21,7	83	11	2	26,5	67	27	18
20 „ 30 „	18,5	95	2	0	20,5	77	5	3
21 „ 30 „	—	—	—	—	17,5	95	0	0

При благоприятной погоде обычно в первые же часы интенсивность действия занефтеванной лужи быстро возрастает и к 9—10 час. утра достигает степени, близкой к максимуму. Сам максимум действия лужи в дни с постоянной ясной погодой и температурой не свыше 29—30° обычно приходился на средние часы дня. 8.VI максимум пришелся на 11 час., 18.VI — с 12 до 15 час., 1.VIII — на 13 ч. 30 мин., 7.VIII — на 14 час. и 22.VIII — на 11 часов.

Однако 10.VII, день с особенно высокими температурами, дал явно двувершинную кривую суточной динамики с максимумами, приходящимися на 10 и 18 час. и с заметным понижением посещаемости в средние часы дня (с 12 до 14). Это снижение посещаемости падает на часы с комбинацией высокой температуры, пониженной влажности и максимума солнечной радиации[1]. Такая же двувершинная кривая может быть выведена из данных сборов слепней на себе. Это понижение активности слепней в середине часа дня в общей форме подметил в свое время Порчинский. Однако угнетающее действие высоких температур проявляется не всегда (Скуфьин [4]) и требует дальнейшего изучения.

Если из сборов от 10.VII выделить отдельные массовые виды, то

[1] А также некоторого, но весьма незначительного в условиях лесной местности усиления ветра.

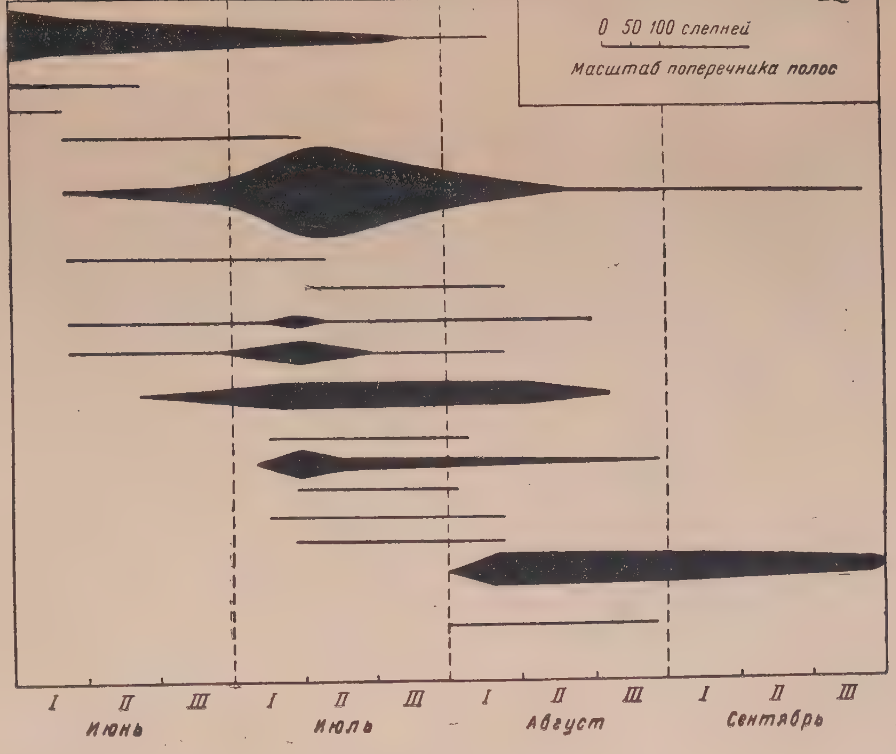


Рис. 3. График лёта слепней в окрестностях Воронежа в 1947 г. по данным сборов на занефтеванной луже

наиболее резко выраженную двувершинность показывают Tabanus solstitialis (максимумы приходятся на 9 и 18 час.) и, в более слабой степени, T. bromius (10 и 17 час). Наоборот, Chrysops pictus имеет лишь один максимум в 10 час. утра и с середины дня и до конца количество этих златоглазиков держится на пониженном уровне (рис. 4). Что касается распределния полов попадающих в лужу слепней по времени суток, то можно лишь отметить небольшое преобладание самцов в утренние часы и, наоборот, небольшое преобладание самок в вечерние часы.

Минимальная температура, при которой отмечено попадание слепней Tabanus solstitialis в лужу, равна 16°. В дальнейшем, с повышением

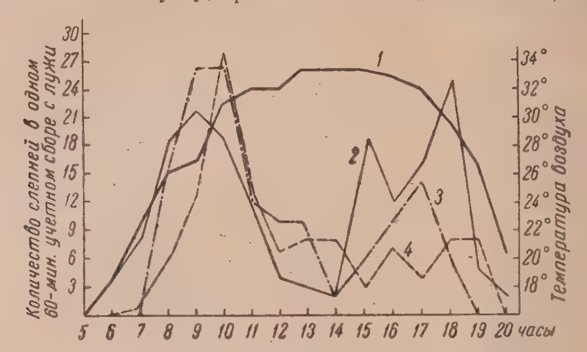


Рис. 4. Суточная динамика трех массовых видов слепней по данным сборов на занефтеванной луже 10. VII. 1947. Количества Tabanus bromius для наглядности сравнения удвоены

1 — температура воздуха, *2* — Tabanus solstitialis, *3* — Tabanus bromius, *4* — Chrysops pictus

температуры, особенно до 26—27°, посещаемость лужи резко возрастает. Влажность воздуха, как это было выяснено ранее (1947 г.), не оказывает заметного влияния на поведение нападающих слепней. Что касается влияния влажности на посещение слепнями водоема, то вопрос этот недостаточно ясен. В наших наблюдениях отмечено посещение лужи при 80% относительной влажности воздуха при обильной росе. Однако на количественную сторону посещаемости водоема влажность воздуха, повидимому, оказывает более заметное влияние, хотя основную роль в этом отношении несомненно играет влажность среды непосредственно в форме осадков.

В 1947 г. мы производили сборы с лужи не только слепней, но и всех других животных, которые гибли в ней. При этом мы имели в виду установить побочное действие занефтеванного водоема. Нам не удалось произвести полных сборов этих животных (сбор производился в течение 20 дней), тем не менее можно установить, что здесь наблюдаются три группы организмов: а) случайно попадающие в лужу бегающие и прыгающие формы: прямокрылые, цикадки, гусеницы, жуки, мыши и др.; б) погибшие от керосина обитатели лужи — гидробионты: различные водяные клопы, жуки-плавунцы, пауки Argyroneta и др.; в) окрыленные насекомые, специально прилетающие на водоем для питья воды и, может быть, для откладки яиц: стрекозы, бабочки сем. бражников, различные молеобразные, мухи из сем. Syrphidae, шершни. Количественно из последней группы более всего выделяются стрекозы (31 экз.), Syrphidae (19 экз), бражники (12 экз.), шершни Vespa crabro (6 экз.) и шмели (6 экз.). Бражники попадали лишь до середины июля, стрекозы на всем протяжении, перепончатокрылые лишь в сентябре.

Наиболее полезные из гибнущих в луже насекомых — стрекозы. Однако их количество не превышает четырех-пяти экземпляров в сутки на 1 м², и, таким образом, побочное действие лужи следует оценить в общем итоге как не имеющее существенного значения.

В результате всех наших наблюдений можно придти к выводу, что в условиях сезона с устойчивой погодой антициклонального типа нефте-

вание водемов может с успехом применяться не только для борьбы со слепнями, но также и для изучения видового состава, сезонной и суточной динамики родов Tabanus и Chrysops.

Конечно, как при всяком относительном методе, здесь параллельно должны применяться и другие методы (метод учета нападающих слепней на себе и на домашних животных). Наряду с известными недостатками (ограниченность условиями погоды), метод сбора на луже имеет и свои важные преимущества, так как могут быть собраны слепни обоих полов, все стадии гонотрофического цикла, менее активные по кровососанию виды и т. д.

Наши наблюдения проводились в пойменном районе с повышенным увлажнением, и для подобных районов практическое использование способа истребления слепней на занефтеванных лужах, рекомендованное нами раньше [4], остается в силе, за исключением лет с таким необычным повышением уровня грунтовых вод, как в 1948 г. в пойме р. Усманка. Конечно, это ограничение не касается внепойменных участков лесостепи.

Как один из возможных способов устройства искусственных занефтеванных водоемов в поймах, а также в лесах на левобережных песчаных террасах с высоким уровнем грунтовых вод, может быть рекомендован способ «колодца» с соответствующим ограждением от скота. На свойства болота несколько таких «колодцев» могут оказать только благоприятное, дренирующее действие.

Выводы

В результате опытов с небольшим опытным занефтеванным водоемом в 1947 и 1948 гг. уточнена общая эффективность истребительного действия этого метода в условиях лесостепи, которая оказалась наиболее устойчивой и высокой при наличии погоды преимущественно антициклонального типа, когда количество слепней в пойменных и припойменных лесах значительно возрастает. На общую эффективность гибели слепней на занефтеванном водоеме влияют следующие обстоятельства: 1) общее количество слепней в районе лужи; 2) особенности видового состава слепней (учитывая слабое действие или отсутствие действия на некоторые виды); 3) метеорологические условия: продолжительность дня, температура воздуха, количество осадков и влажность воздуха; 4) гидрологические условия района и вытекающие отсюда размеры площади водоемов, пригодных для питья воды слепнями.

Занефтеванный водоем в 1947 г. успешно использован для изучения суточной и сезонной динамики слепней родов Tabanus и Chrysops при параллельном применении учета нападающих слепней.

Литература

1. Олсуфьев Н. Г., Материалы по изучению слепней Ленинградской области, сб. «Вредители животноводства», Изд-во АН СССР, М. 1935.— 2. Олсуфьев Н. Г., Слепни, Изд-во АН СССР, «Фауна СССР», н. сер., № 9, Насекомые двукрылые, т. VII, вып. 2, 1937.—3. Порчинский И., Слепни (Tabanidae) и простейшие способы их уничтожения, Тр. бюро энтом., т. II, № 8, 1915.— 4. Скуфьин К. В., К изучению экологии слепней Воронежской области, Зоол. журн., т. 28, 1949.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 2

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ ЯЙЦЕКЛАДКИ АЗИАТСКОЙ САРАНЧИ

В. В. ЗНАМЕНСКИЙ

Весной 1938 г. работниками Аму-Дарьинской противосаранчевой экспедиции было отмечено наличие залежей кубышек азиатской саранчи на некоторых участках с высоким и густым тростником. Для проверки этих фактов научно-производственная группа экспедиции в период яйцекладки 1938 г. провела наблюдения за откладкой кубышек азиатской саранчи в различных экологических условиях аму-дарьинских плавней, с последующими осенними раскопками кубышек на тех же участках.

Первое наблюдение за яйцекладкой саранчи было проведено в урочище Мулаллы. Стая саранчи прилетела 1.VIII и осела на густых тростниках на площади в 1,5 га с плотностью в среднем 2000 саранчуков на 1 м². Днем 2.VIII она расселилась на площади в 50 га с плотностью в среднем 60 саранчуков на 1 м². Распределение саранчи по различным растительным ландшафтам было следующее: в зарослях высокого и густого тростника было по 70 саранчуков на 1 м², в зарослях вейника (Calamagrostis sp.?) — по 20 на 1 м², а на участках с низким и редким травостоем разнотравья, расположенных среди густой растительности, заселенной саранчой, она встречалась единично.

3. VIII в этом урочище была проведена первая регистрация самок саранчи, откладывающих кубышки. Второе наблюдение было проведено 3.IX в период массовой откладки кубышек в урочище Джикали-Куль. Регистрация самок, откладывающих кубышки, в каждом урочище проводилась на трех наиболее типичных станциях путем глазомерного подсчета яйцекладущих самок, встречающихся при проходе 200 шагов. Эти наблюдения производились три раза в день. Одновременно с подсчетом самок на этих стациях производились измерения температуры воздуха на поверхности почвы. Результаты наблюдений приведены в табл. 1.

Таблица 1

Название урочища	Дата	Часы наблюдений	Высокий и густой тростник		Густой вейник с примесью тростника		Редкий и низкий травостой вейника	
			Число яйцеклад. самок	Т-ра воздуха	Число яйцеклад. самок	Т-ра воздуха	Число яйцеклад. самок	Т-ра воздуха
Мулаллы	3.VIII.38	10 час.	21	28,2	36	34,4	0	42,0
		14 „	27	34,1	31	40,2	0	56,3
		19 „	29	28,3	48	26,6	43	26,0
Джикали-Куль	3.IX.38	10 „	11	25,6	19	29,3	0	40,2
		14 „	12	28,4	26	36,2	0	50,5
		19 „	9	22,1	22	22,6	17	23,2

Из табл. 1 видно, что в знойные дневные часы самки саранчи, прячась от воздействия высоких температур, забирались в густую и высокую растительность, где температура воздуха была более низкая, чем в разреженном травостое, и там откладывали кубышки. В вечерние же часы наибольшее количество яйцекладуших самок встречалось в более низком и редком травостое, где температура воздуха была для них более приемлемой, чем в густом и высоком тростнике.

Третье наблюдение было проведено 20.IX в урочище Джикали-Куль и четвертое — 14.X в урочище Исберген-Чиганак. Результаты этих наблюдений приведены в табл. 2.

Таблица 2

Название урочища	Дата	Часы наблюдений	Густой и высокий тростник		Густой вейник с примесью тростника		Открытые площадки	
			Число яйцеклад. самок	Т-ра воздуха	Число яйцеклад. самок	Т-ра воздуха	Число яйцеклад. самок	Т-ра воздуха
Джикали-Куль	20.IX	12 час.	0	20,7	10	24,1	27	32,0
		14 „	6	22,6	27	27,2	28	36,5
Исберген-Чиганак	14.X	12 „	0	17,2	0	19,2	14	26,1
		14 „	0	19,2	0	20,4	22	28,3

Как видно из табл. 2, пониженной температуры в массивах с густой растительностью самки избегали и потому кубышек там не откладывали. Небольшое количество яйцекладущих самок можно было встретить и в густых зарослях тростника, но только на окраинах, большинство же их, выбирая наиболее прогреваемые места, откладывало кубышки только на участках с редким и низким травостоем. 14.X яйцекладка производилась только в самые теплые часы дня и только на совершенно открытых песчаных буграх, где температура была наиболее высокой.

Осенью, после окончания яйцекладки, в вышеуказанных урочищах и, кроме того, в урочищах Кызыл-Кала и Утай-Куль были произведены раскопки для выявления плотности залегания кубышек. Пробы брались на расстоянии в 10—20 м одна от другой, как с участков с редким и низким травостоем, так и в самых густых труднопроходимых зарослях тростника. При этом регистрировались густота травостоя и количество кубышек в пробах размером 50 × 50 см. Данные раскопок приведены в табл. 3.

Таблица 3

Название урочища	Вейник с густотой стеблей на 1 м²		Тростник с количеством стеблей на 1 м²		Открытые площадки
	до 400 шт.	400—800 шт.	до 100 шт.	свыше 100 шт.	
	Средняя плотность кубышек на 1 м²				
Джикали-Куль	11	11	2	3	0,05
Андрей-Куль	8	—	0	—	—
Мулаллы	7	7	2	5	—
Кизыл-Кала и Утай-Куль	10	12	3	4	—
Исберген-Чиганак . . .	0	0	0	0	0,50

В урочищах Мулаллы, Кизыл-Кала и Утай-Куль, где яйцекладка происходила в самое жаркое время года, большие плотности кубышек были найдены не только в местах с разреженным травостоем, но и среди густых и высоких зарослей тростника. В урочище Джикали-Куль, где крылатая саранча находилась в течение всего периода жизни, кубышки обнаружены в густом и в редком травостое и на открытых площадях. В урочищах же Андрей-Куль и Исберген-Чиганак, где яйцекладка происходила поздней осенью, т. е. при пониженной температуре, кубышки найдены в основном на открытых площадях или же среди очень редкой и низкой растительности.

При раскопках кубышек мы провели описание состава почвы во всех пробах. В результате проведенного анализа распределения кубышек по почвенным признакам выяснилось, что в наиболее жаркое время откладка кубышек чаще всего происходила на глинистых почвах, так как они были покрыты наиболее густой растительностью. Осенью же, в более прохладное время, откладка кубышек чаще всего происходила на песчаных почвах, так как они были покрыты в период яйцекладки более изреженной растительностью.

Следовательно, как и в северокавказских плавнях, почвенный признак и здесь не оказывал прямого влияния на выбор мест для откладки кубышек.

По исследованию Л. З. Захарова, в северокавказских плавнях азиатская саранча не откладывает кубышек в густом растительном покрове, затеняющем сплошь землю. Это положение автоматически, без проверки его в других условиях, было принято и для среднеазиатских плавней. При этом было совершенно упущено второе утверждение Л. З. Захарова о том, что оптимальными условиями для взрослой саранчи являются температура воздуха от +28 до +38°, при относительной влажности воздуха 40—70%, и что в плавнях саранча всегда находит себе наиболее приемлемые условия.

В 1948 г. в кубано-приазовских плавнях в самые жаркие августовские дни, в период откладки первой кубышки температура воздуха на поверхности почвы среди густых и высоких зарослей тростника не поднималась выше +20,3°, в то время как в редком и низком травостое она была не ниже +24°; поэтому саранча откладывала кубышки в последней стации, которая для нее являлась наиболее приемлемой. В аму-дарьинских же плавнях в 1938 г. в жаркие августовские дни оптимальные температурные условия (см. табл. 1) создались в густой и высокой растительности, где саранча и предпочла откладывать кубышки.

Наши наблюдения в аму-дарьинских плавнях, касающиеся откладки кубышек азиатской саранчи в густых и высоких зарослях тростника со сплошным затенением почвы, дополняют имеющиеся сведения о местах откладки кубышек, что безусловно имеет практическое значение для уточнения выявления площадей, зараженных кубышками.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 2

О НЕКОТОРЫХ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКАХ ЧЕРНОМОРСКИХ КЕФАЛЕЙ

Ф. С. ЗАМБРИБОРЩ

Кафедра зоологии позвоночных Одесского государственного университета

Кефали являются весьма ценными промысловыми рыбами Черного моря и соединенных с ним соленых лиманов. Для планового ведения кефального (чуларочного) хозяйства необходимо знание биологии заходящих в лиман видов. В литературе [6, 7, 9, 12] по существу нет дифференцированного подхода к изучению биологии отдельных видов черноморских кефалей, так как он невозможен без достаточно четкого различия видов, начиная с икринки, личинки, малька и кончая взрослыми особями.

Между тем последние работы по систематике [3, 7, 12] не устранили трудностей при определении кефалей. До сих пор легко отличается только крупный лобан (*Mugil cephalus* L.), обладающий хорошими диагностическими признаками (прозрачное веко, уплощенная голова), слабо выраженными, впрочем, у его молоди (мальков, сеголеток). Значительно труднее различаются сходные между собой по внешности сингиль (*M. auratus* Risso) и ларич (*M. saliens* Risso). На практике оба эти вида очень часто смешивают, в результате чего биология ларича остается и до сего времени не изученной. Предложенные Поповым [7] систематические признаки (количество желобков на чешуях, ширина бесчешуйного пространства на конце рыла, характер предглазничной кости и др.) для различия сингиля и ларича не применимы к молоди этих видов. Так, например, желобки на чешуях появляются в виде ямок, одинаковых у сингиля и ларича, на втором году жизни, когда рыбы достигают 120—130 мм длины. У мальков (20—40 мм), заходящих весной или летом в лиманы, невозможно быстро и безошибочно определить ширину бесчешуйного пространства на рыле (плотный эпителиальный покров и очень мелкая чешуя), характер предглазничной и челюстной костей и др. Попытку Борчеа (Borcea [12]) различать черноморских кефалей по расположению сейсмосенсорных каналов и чешуй на дорсальной стороне головы у взрослых рыб также нельзя считать успешной. Определение черноморских кефалей может значительно облегчиться, если, помимо внешних признаков, будут учтены некоторые особенности их анатомического строения.

I. Глоточный аппарат

Верхнеглоточные образования кефалей довольно сложно устроены. Они имеют собственный скелет, состоящий из преобразованных верхних элементов жаберных дуг, мускулатуру и обладают специфическим гистологическим строением [10]. Своеобразна также их функция [1].

В гистологическом строении этих образований имеются видовые различия. У лобана глоточные подушки на своей поверхности несут многочисленные усеянные щетинками сосочки, имеющие вид метелок. Из вершины каждого сосочка выглядывает тонкий конический костный зуб.

Впереди верхнеглоточных лежат две эпителиальные складки, сильно развитые у взрослых особей. Глоточные подушки сингиля и ларича не имеют заметных сосочков и щетинок. Их гладкая поверхность усеяна тонкими щетинковидными зубами, несколько более крупными и реже размещенными у ларича.

Более резкие различия наблюдаются в строении и густоте жаберных тычинок, которые у кефалей имеют вид тонких и длинных пластинок, очень часто размещенных на дуге. На тычинках перпендикулярно по обе стороны размещены тычиночные выросты, в виде трехугольных пластинок или сосочков. Количество жаберных тычинок на первой дуге изменяется с возрастом. У мальков лобана, сингиля и ларича одинаковых размеров количество тычинок примерно одинаковое (табл. 1).

Таблица 1

Сравнительная таблица густоты цедильного аппарата черноморских кефалей

Показатели	Виды						
	лобан		сингиль		ларич		
	сеголетки	годовики	годовики	двухлетки	сеголетки	годовики	трехлетки
Длина рыб в мм	27—33	90—100	35	140—200	47	95	250
Количество жаберных тычинок на первой дуге	30—33	70—90	33	124—132	41	50	75
Наибольшая длина жаберной тычинки на третьей дуге в мм	0,144	1,295	0,185	2,127	0,33	0,55	0,75
Количество тычиночных пластинок на ней	6	35	5	47	6	6	13
Расстояние между тычиночными пластинками в мм	0,018	0,018	0,018	0,018	0,037	0,055	0,074

У годовиков число тычинок достигает нормы взрослых особей: 65—75 у ларича, 120—140 у лобана и сингиля.

Не менее выражены различия в густоте тычинок и на остальных жаберных дугах. У лобана тычинки размещены на дугах очень густо. Дистальные концы тычинок булавовидно вздуты и соприкасаются между собой. С каждой стороны тычинки сидят многочисленные пластинки, несущие на глоточной стороне щетинки. Тычинки смежных дуг и пластинки смежных тычинок дистальными концами почти соприкасаются друг с другом, а щетинки перекрывают просвет между соседними пластинками. В целом образуется очень густой решетчатый цедильный аппарат (рис. 1, *а*). Сходно устроен в деталях и по густоте цедильный аппарат у сингиля (табл. 1). В противоположность первым двум видам, тычинки ларича не образуют такой густой цедилки. На жаберных дугах тычинки размещаются реже, реже и короче тычиночные выросты, которые к тому же лишены щетинок (табл. 1, рис. 1, *б*). Густота тычинок и пластинок очень мало изменяется с возрастом.

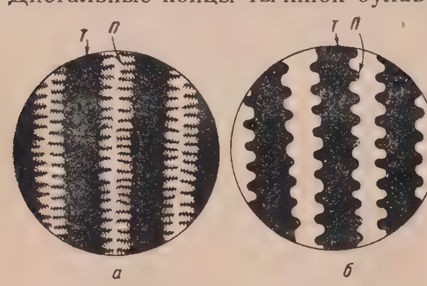


Рис. 1. Жаберные тычинки:
а - лобана. *б* — ларича; *т* — тычинка, *п* — пластинка

Особенности строения глоточного аппарата кефалей, повидимому,

возникли в результате приспособления их к питанию детритом. Жаберные тычинки задерживают пищевые массы и предохраняют жабры от повреждения. При такой густоте не исключена возможность полной закупорки цедилок (жаберных тычинок) мельчайшими органическими и минеральными частицами. Роль глоточных подушек, повидимому, сводится не только к подаче пищевых масс к пищеводу, но и к предохранению цедилки от закупорки, которая могла бы нарушить процесс дыхания; поэтому движения подушек должны совершаться даже тогда, когда ничего съедобного рыбой не захвачено, когда рыба, находясь в мутной воде, дышет. Часто наблюдается переполнение желудков кефали лишенными органических веществ илом и песком.

Рассмотренные нами морфологические различия в строении глоточного аппарата по всей вероятности представляют собой результат адаптации к определенному роду жизни. Однако Томазо [8] не нашел ни видовых, ни существенных сезонных изменений в питании кефали северо-восточной части Черного моря.

II. Пищеварительный канал

Хорошо различаются виды черноморских кефалей и по строению пищеварительного тракта.

а) Желудок. В литературе имеется не мало указаний на своеобразие желудка кефали. Однако только Антониу (Antoniu [11]) и Замбриборщ [5] описали более подробно анатомию пищеварительного канала кефали в сравнительном аспекте.

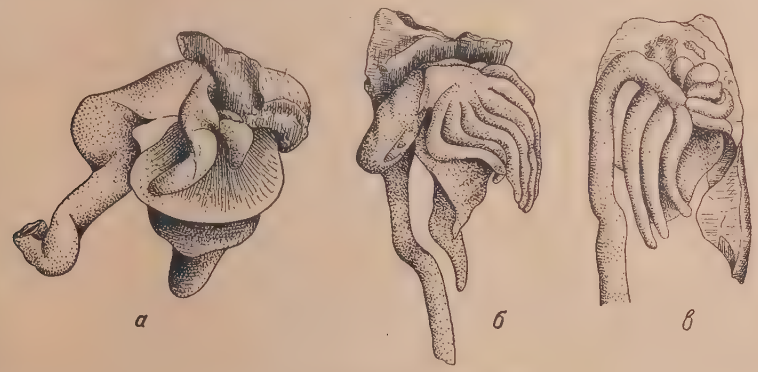


Рис. 2. Желудки кефалей:

а — лобана, *б* — сингиля, *в* — ларича

У лобана желудок состоит из очень толстостенной каштанообразной пилорической части, слепого мешка и лежащей с дорсальной стороны кардиальной части. Последняя, являясь непосредственным продолжением пищевода, делит желудок на две, почти равные по длине, половины. Место стыка кардиальной части с остальным желудком отделено спереди и сзади кольцевыми перехватами, в результате чего образуются три отдела неодинакового диаметра. Слепой мешок изменяется в диаметре в зависимости от степени наполнения пищей; при пустом желудке он имеет вид небольшого пальцеобразного придатка шарообразного мускульного желудка (рис. 2, *а*).

Желудок сингиля имеет сходное строение, но здесь слепой мешок значительно длиннее, примерно в два раза превышает длину шарообразного мускульного желудка и к концу заострен. Кольцевых перехватов, свойственных желудку лобана, нет. В целом мускульный желудок вместе со слепым мешком в ненаполненном состоянии имеет вид вытянутого конуса (рис. 2, *б*).

Иную форму имеет желудок ларича. Пилорическая часть у этого вида менее толстостенна, имеет яйцевидную форму, вытянутую по направлению оси просвета. Слепой мешок сильно редуцирован и при пустом желудке не выражен, но довольно растяжим при наполнении пищей. Зато здесь более длинная пищеводная часть желудка, составляющая вместе с мускульным желудком V-образную форму (рис. 2, *в*).

б) Пилорические придатки. Наиболее хорошо различимы виды кефалей по количеству пилорических придатков, достаточно ясно выраженных уже у мальков, начиная с 20 мм длины. Это единственный надежный признак для быстрого и безошибочного определения молоди кефали.

Лобан имеет только два пилорических придатка, которые отходят от начала средней кишки, лежат на вентральной стороне мускульного желудка параллельно с восходящей петлей кишки. Пилорический придаток, лежащий рядом с петлей кишки, длиннее следующего в 1,5—2 раза (рис. 2, *а*).

Сингиль имеет 8, реже 7—9, пилорических придатков, примерно одинаковой длины и диаметра. Располагаются они кольцом вокруг средней кишки, непосредственно за привратником. Все придатки, связанные поджелудочной железой и соединительной тканью, лежат на мускульном желудке с вентральной стороны, образуя как бы его крышу (рис. 2, *б*).

8 пилорических придатков имеет также и ларич, но, в отличие от сингиля, они здесь неодинаковых размеров и имеют иное расположение. Самый длинный придаток лежит рядом и параллельно с петлей средней кишки, длина его равна длине желудка. Второй и третий, а иногда и четвертый придатки лежат параллельно с первым, уменьшаясь постепенно в длине и диаметре. Остальные 4—5 очень коротких придатков лежат на левой латеральной стороне мускульного желудка, прикрыты печенью и отделены от первых небольшим промежутком, так как дистальные их концы подвернуты дорсально (рис. 2, *в*).

в) Кишечник. Различия между лобаном и сингилем, с одной стороны, и ларичем, с другой, имеются также в длине кишечного канала и диаметре его внутреннего просвета. У мальков одинаковых размеров кишечник по длине примерно одинаков; отношение длины тела к длине кишечника 1 : 1; у сеголеток — 1 : 2. Это соотношение (1 : 2) сохраняют и взрослые особи ларича, но диаметр внутреннего просвета кишечника у этого вида значительно больше, чем у первых двух.

У лобана и сингиля кишечник с возрастом удлиняется, достигая у взрослых соотношения 1 : 4. В связи с удлинением кишечника его петли располагаются в различных направлениях (в продольном и поперечном); у лобана они изгибаются Г-образно, а у сингиля располагаются циркулярно. Кишечник ларича имеет только продольное расположение петель (восходящая и нисходящая).

Таблица 2

Название признаков	Лобан	Сингиль	Ларич
Тело вытянуто, голова не уплощена	—	+	+
Прозрачного века нет	+	—	—
Чешуя с ординарными каналами . .	+	+	—
Бесчешуйное пространство на рыле широкое	—	+	—
Глоточные подушки без сосочков .	+	—	—
Цедильный аппарат очень густ . . .	+	+	—
Желудок с длинным слепым мешком	+	+	—
Пилорических придатков много . .	—	+	+
Кишечник длинный (1 : 4)	+	+	—

Таблица 3

Краткая определительная таблица видов молоди черноморских кефалей

<table>
<tr><td colspan="2">Тело удлиненное, с прямой спиной. Высота головы на вертикали заднего края глаза равна или немного больше ее длины от конца рыла до середины этой вертикали.</td><td>Тело вальковатое. Наибольшая высота впереди первого D заметно понижается рострально и каудально. Высота головы на вертикали заднего края глаза значительно больше ее длины от конца рыла до середины этой вертикали.</td></tr>
<tr><td colspan="2">Поверхность глоточных подушек усеяна щетинковидными зубами.</td><td>Глоточные подушки покрыты сосочками с щетинками.</td></tr>
<tr><td colspan="2">Пигментные клетки на боках тела расположены W-образно, соответственно миосептам.</td><td>Пигментные клетки заметных W-образных линий не образуют.</td></tr>
<tr><td>W-образные линии пунктирные.</td><td>W-образные линии широкие, из множества клеток.</td><td></td></tr>
<tr><td>На первой жаберной дуге около 65—70 тычинок *. Тычинки на дугах и пластинки на тычинках размещены относительно редко, жгутиков не несут.</td><td colspan="2">Жаберные тычинки очень тонкие и длинные. На первой дуге около 140 тычинок *. На тычинках весьма часто расставлены пластинки; последние несут два ряда жгутиков.</td></tr>
<tr><td>Кишечник короткий, с двумя продольными петлями.</td><td colspan="2">Кишечник длинный с несколькими петлями, расположенными как в продольном, так и в поперечном направлении.</td></tr>
<tr><td>Мускульный желудок яйцеобразный, слепой мешок при пустом желудке не выражен.</td><td colspan="2">Мускульный желудок шарообразной формы с хорошо выраженным слепым мешком.</td></tr>
<tr><td colspan="2">Пилорических придатков 8 (7—9)</td><td>Пилорических придатков 2.</td></tr>
<tr><td>3—4 вентральных пилорических придатка, длиннее левых латеральных; длина вентральных придатков постепенно уменьшается справа налево.</td><td>8 пилорических придатков, равных по длине и диаметру.</td><td>Правый придаток длиннее левого в 1,5—2 раза.</td></tr>
<tr><td>M. saliens Risso.</td><td>M. auratus Risso.</td><td>M. cephalus L.</td></tr>
</table>

* Этот признак применим для рыб свыше 120 мм длины.

Перечисленные выше морфологические особенности можно свести в таблицу, дающую возможность судить о степени сходства и различия между видами (табл. 2).

Сходство между лобаном и сингилем больше, чем между последним и ларичем, выделенными Поповым в род Liza. Наименее специализированным из трех сравниваемых видов является ларич: более крупные и реже размещенные зубы на глоточных подушках, менее густой цедильный аппарат, менее мускулистый желудок, короткий кишечник и др. По этим признакам он больше приближается к окунеобразным, чем сингиль и лобан. Поэтому вполне прав был Попов, выделив его в подрод Protomugil. Наиболее высоко специализированным видом следует считать лобана.

В заключение приводим краткую определительную таблицу молоди видов черноморских кефалей (табл. 3).

Литература

1. Андрияшев А. П., Роль глоточного аппарата в питании кефали, Сб. памяти акад. С. А. Зернова, 1948.— 2. Арнольди Л. В. и Фортунатова К. Р., О группировках литоральных рыб Черного моря по биологии питания, Зоол. журн., т. XVI, вып. 4, 1937.—3. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, т. II, 1933.— 4. Замбриборщ Ф. С., Про час появи молоді кефалі біля берегів північно-західньої частини Чорного моря та про видовий її склад, Тр. Одесск. гос. ун-та, т. V, вып. IV (57), 1949.—5. Замбриборщ Ф. С., Морфологические различия молоди черноморских кефалей, Тр. Одесск. гос. ун-та, т. III, вып. 3(64), 1950.— 6. Марти Ю. Ю., Биологические основы кефального промысла на Кубани и Черноморье, Тр. Азовско-Черноморской научной рыбохозяйственной станции, вып. 4, Ростов-Дон, 1930.—7. Попов А. М., Кефали (Mugilidae) Европы с описанием нового вида из тихоокеанских вод СССР, Тр. Севастопольской биостанции, т. II, 1930.— 8. Томазо Г. И., Питание кефали (Mugilidae) в северо-восточной части Черного моря, Тр. Новоросс. биостанции, т. II, вып. II, 1938.—9. Томазо Г. И., Кефали (Mugilidae) северо-восточной части Черного моря (матер. по биологии), Тр. Новоросс. биостанции, т. II, вып. 3, 1940.— 10. Третьяков Д. К., Василевская Е. В., Замбриборщ Ф. С., Глоточный фільтр кефалі, Доповідь Академії наук УРСР, № 5, 1947.—11. Antoniu A., Notes sur l'anatomie du tube digestif chez quelques espèces du genre Mugil, Ann. scient. de l'Univers. de Jassy, t. XIX, 1934.—12. Borcea I., Données pour servir à la systematique et à la biologie des Mugilides formes de la mer Noire (littoral roumain), Ann. scient. de l'Univers. de Jassy, t. XIX, 1934.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 2

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПЕРВИЧНЫХ ФОРМ ПРИКРЕПЛЕНИЯ ЧЕЛЮСТНОЙ ДУГИ К ЧЕРЕПНОЙ КОРОБКЕ У РЫБ

Академик И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

Зоологический институт Академии Наук СССР

Как указывалось в предыдущем сообщении [3], первичное расчленение висцеральных дуг, на четыре отдела каждая, обусловлено характером дыхательных движений примитивного типа, связанным с работой висцерального аппарата по принципу нагнетательного насоса. Сжатие и расширение всей глоточной области действием висцеральной мускулатуры сопровождалось складыванием и выпрямлением висцеральных дуг. Роль самих дуг была при этих движениях в значительной мере пассивной. Прогрессивное развитие жаберных складок привело к выработке нового типа дыхания, основанного на принципе разрежающего насоса (Воскобойников [1]). Это было связано с усилением активной роли отдельных дуг, привело к развитию особых мышц и к укреплению связи дуг с черепом. Жаберные складки развились на первых дугах в жаберные крышки, и эти дуги, как носители крышек, приобрели двойное сочленение с черепом, обеспечивающее устойчивость движений при их отведении. При всасывании воды под жаберные крышки висцеральные дуги активно поворачивались своими средними сочленениями наружу и вперед. На это совершенно определенно указывает не только двойное укрепление первых жаберных дуг, но и двойное укрепление гиоидной дуги у древнейших кистеперых рыб. Оба сочленения hyomandibulare располагались одно над другим, так что направленное назад hyomandibulare отводилось (с жаберной крышкой) наружу и вперед. Эта форма дыхательных движений была исходной для всех Teleostomi.

В некоторых случаях удается установить, что дыхательные движения челюстной дуги имели тот же характер, что и движения гиоидной дуги у примитивных кистеперых рыб. У Acanthodes hyomandibulare имело два прикрепления — одно непосредственно позади глазницы в верхней части черепной коробки, другое — прямо под глазницей. Оба прикрепления лежат почти на вертикальной линии, одно над другим. Ясно, что верхняя челюсть активно участвовала в дыхательных движениях. Это подтверждается также наличием жаберной крышки на челюстной дуге. При вдыхании челюстной сустав отодвигается в сторону. Это движение происходило в горизонтальной плоскости. У Pleuracanthus palatoquadratum вытягивается под глазницами далее вперед, что ограничивает возможность его движений. Однако сустав позади глазниц все же вытянут в вертикальном направлении, что указывает на принципиальное сходство с Acanthodes. У Notidanidae имеется сходное заднеглазничное сочленение с так называемыми proc. oticus palatoquadrati. Однако этот сустав располагается уже не в вертикальном направлении, а под значительным углом (около 45°) к нему. У современных акул palatoquadratum, так же как и hyomandibulare, хотя и участвует в дыхательных движениях и область челюстного (и гиоидного) сустава при этом раздвигается в сто-

роны (и сдвигается), однако это достигается уже движениями в плоскости, близкой к вертикальной, а не в горизонтальной, как у древнейших форм. Вместе с тем palatoquadratum прикрепляется позади через посредство hyomandibulare к слуховой области черепа. Все прикрепление palatoquadratum оказывается вторично измененным. Тот же процесс изменения характера дыхательных движений происходил и у высших рыб с костным скелетом. Как уже указывалось [3], это изменение определяется прогрессивной концентрацией жаберного аппарата, передвигавшегося из области, лежащей позади гиоидной дуги, в область, расположенную далее внутрь и под верхним отделом гиоидной дуги — hyomandibulare с его добавочным аппаратом (жаберной крышкой).

У палеозойских Crossopterygii palatoquadratum укреплялся на черепе примерно так же, как у Acanthodes. Имелся вертикально поставленный сустав непосредственно позади глазниц. Palatoquadratum причленялся к базиптеригоидным отросткам черепа, которые поднимались довольно высоко по бокам черепной коробки. Кроме этого соединения, имелось причленение и впереди — в этмоидной области. Это ограничивало свободу движений и изменяло их характер. Уже у палеозойских Coelacanthidae позади глазниц появляется, кроме базиптеригоидного сочленения, еще второе — над ним. Этим еще более уменьшалась подвижность верхнего отдела челюстной дуги, и мы можем рассматривать такое укрепление как переход к аутостилии, тем более, что и hyomandibulare у некоторых Coelacanthidae редуцировалось.

Вопрос о том, какое прикрепление челюстной дуги к черепу является первичным, имеет уже довольно длинную историю. Гегенбаур (Gegenbaur [5]) полагал, что первичным является посторбитальное сочленение посредством processus oticus, как оно имеется у Notidanidae. Гёксли (Huxley [7]) считал исходным палатобазальное причленение посредством processus basalis (pediculus s. proc. orbitalis). Оба автора полагали при этом, что у современных акуловых рыб сохранились наиболее примитивные соотношения. Точка зрения Гёксли была принята и обоснована А. Н. Северцовым [2], а затем и рядом других авторов (Гаупп, Гудрич, Лютер и др.). Находка рудиментарных хрящиков у конца proc. orbitalis некоторых акул (Laemargus, эмбрионы Mustelus и Scyllium, по Северцову и Дислеру) говорит в пользу того, что именно этот отросток отмечает верхний конец челюстной дуги, а рудиментарные хрящики около него представляют остатки верхних элементов этой дуги — pharyngomandibulare (Северцов [2]). Лютер (Luther [9]) показал, что proc. oticus участвует в посторбитальном сочленении только у акул с очень мощными челюстями, приспособленными к твердой пище, и представляет результат вторичного укрепления челюстей, связанного со специализированным питанием. Вторичный характер proc. oticus выявляется у Notidanidae в его положении дорсолатерально от главной части m. constrictor I dorsalis. Кроме того, наличие рудиментарного m. praeorbitalis указывает на вторичную утрату выраженной у большинства акул способности выдвигать рот.

Если, однако, принять, как это мы делаем по крайней мере для Teleostomi, первично двойное прикрепление висцеральных дуг к черепу, то возникает вопрос о характере и положении не одного, а двух прикреплений palatoquadratum. Если учесть, что активные дыхательные движения висцеральных дуг происходили первоначально в горизонтальной плоскости (поворот среднего сочленения кнаружи и вперед), что прекрасно отражено на расположении и строении висцерального аппарата у Acanthodii (рис. 1), то приходится принять, что и двойное прикрепление верхней челюсти у этих рыб является первичным. Оно очень сходно с двойным прикреплением у примитивных акуловых рыб (Pleuracanthus). Мы, однако, склонны считать его исходным для рыб с костным скелетом, так как и в некоторых других отношениях Acanthodii

занимают подобное положение. У них имелись хорошо выраженные жаберные складки с кожным скелетом из многих небольших окостенений и особенно сильно была развита передняя складка, обладавшая целым рядом оперкулярных окостенений. Оперкулярная складка укреплялась, однако, не на гиоидной дуге, а на челюстной. Она покрывала

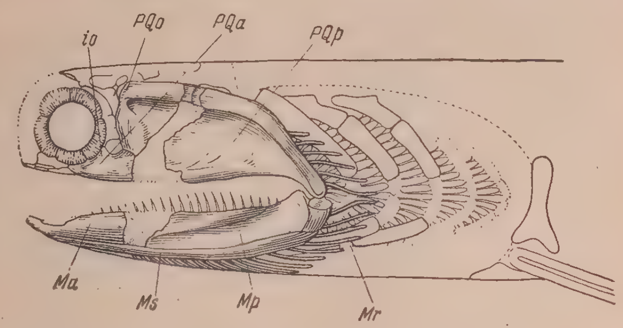


Рис. 1. Acanthodes sp. Реконструкция головы по Ватсону

io — инфраорбитальное причленение челюстной дуги; *Ma*, *Mp*, *Ms* — окостенения нижней челюсти; *Mr* — челюстные лучи, поддерживавшие жаберную крышку; *PQa*, *PQo*, *PQp* — окостенения palatoquadratum; *PQo* - место посторбитального причленения челюстной дуги

спиракулярную щель, оставляя свободным только верхний ее угол (Watson [12]). Во всяком случае, этим определенно намечается линия развития дыхательного механизма, ведущая к Teleostomi. Интересно, что и в вентральном отделе оперкулярной складки покровные кости первоначально укреплялись на челюстях (гулярные пластинки Chondrostei и Crossopterygii), а затем приобрели опору на гиоиде в виде бранхиостегального аппарата (Holostei и Teleostei) (Воскобойников [1]). Все же, несмотря на большой соблазн считать организацию висцерального аппарата Acanthodii исходной для Teleostomi, приходится быть в этом отношении весьма осторожным. Ватсон [12] совершенно отделяет Acanthodii (вместе с Arthrodira и другими ископаемыми) от прочих рыб в качестве особого класса Aphetohyoidea. У этих рыб имелась вполне развитая спиракулярная жаберная щель, а жаберная крышка укреплялась на челюстной дуге и покрывала все позади лежащие жаберные щели, начиная со спиракулярной.

Acanthodii оказываются, с одной стороны, исключительно примитивными (гиоидная жаберная щель) и, с другой стороны, своеобразно специализированными (челюстная жаберная крышка). Это требует осторожного отношения при сравнении с типичными рыбами. Между тем вопрос о гомологии отростков и прикреплений palatoquadratum чрезвычайно запутан. Несомненно, он осложняется тем, что сходные отростки и сочленения возникали конвергентно у далеких форм (proc. oticus Notidanidae и Dipnoi, отростки Dipnoi и Tetrapoda) или развивались параллельно у близко родственных (proc. oticus Pleuracanthidae, Cladoselache, Notidanidae). При гомологизации отростков и суставов приходится учитывать их функцию. Это нередко и делалось (особенно А. Лютер), однако все внимание обращалось на хватательную (и дробящую) роль челюстей и совершенно упускалось из вида участие челюстной дуги в дыхательных движениях. Наконец, я считаю необходимым дифференцировать вопрос об отростках и прикреплениях, так как на одном отростке могут быть разные прикрепления, и допускаю возможность перемещения места прикрепления. Сочленение может быть гомологичным и вместе с тем занимать не гомологичные места.

Напомним прежде всего и уточним несколько то, что мы уже говорили о характере дыхательных движений висцеральных дуг [3]. Мы можем говорить о первично пассивной роли висцеральных дуг у Agnatha. Сжатие всей жаберной полости происходило под действием общего musc. constrictor. Висцеральные дуги поддерживали жаберные щели открытыми и служили в силу своей упругости антагони-

стами указанной мышцы. Дифференцировка собственной мускулатуры висцеральных дуг у селахий показывает, что они играют активную роль в дыхательных движениях. Однако значение общего m. constrictor еще очень велико. Движения жаберных дуг сводятся в основном к их складыванию при сжатии всей глоточной области. Отсюда характерный изгиб жаберных дуг селахий в виде греческой буквы Σ (верхние и нижние концы обращены назад).

Несомненно, что у Acanthodii висцеральные дуги играли еще более активную роль в дыхательных движениях. Роль m. constrictor, очевидно, совершенно отступала на задний план, и главное значение имели мышцы отдельных дуг. При вдыхании происходило поворачивание дуг своими средними суставами наружу и вперед. Это прямо следует из способа прикрепления первых висцеральных дуг и из наличия жаберных крышек со скелетом из костных пластинок не только на гиоидной, но и на нескольких жаберных дугах (у Climatius — на четырех, у Euthacanthus, Brachyacanthus и Mesacanthus — на трех). Особенно развита была жаберная крышка на челюстной дуге (рис. 2). Она прогрессивно разрасталась назад и у позднейших форм (Ischnacanthus, Cheiracanthus, Diplacanthus и Acanthodes) покрывала весь жаберный аппарат. Соответственно характеру движений, отделы жаберных дуг располагаются иначе, чем у селахий,— концы дуг направлены вперед, как у Teleostomi. Развитие жаберных крышек указывает на дыхательный механизм типа разрежающего насоса, подобного Teleostomi (по Воскобойникову). Однако, в отличие от последних, ведущую роль в дыхательных движениях играла не гиоидная дуга, а челюстная. Развитие жаберных крышек на всех висцеральных дугах представляет естественное следствие дальнейшего развития механизма разрежающих насосов, имеющегося в зародыше также в жаберных складках акул (особенно Chlamydoselachus). Поэтому мы считаем такое положение примитивным и исходным для всех Teleostomi. В дальнейшей эволюции одна из первых жаберных крышек, связанная с более массивной висцеральной дугой, обладавшей более мощной мускулатурой, получила преобладание и вытеснила позади лежащие крышки. У Acanthodii это была челюстная крышка, а у Teleostomi — гиоидная. Именно на этом началось расхождение этих форм. Первый тип специализации оказался инадаптивным в смысле В. Ковалевского, так как не допускал разделения обеих функций висцеральных дуг (дыхательной и хватательной) и дальнейшей специализации челюстной дуги, второй — адаптивным. Последний перешел ко всем рыбам с костным скелетом.

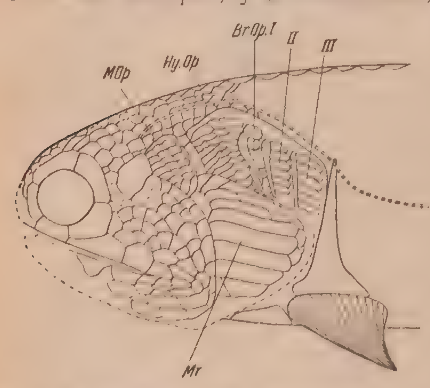


Рис. 2. Brachyacanthus scutigrebo Гола по Ватсону

Br. Op. I, II, III окостенения жаберных крышек первой, второй и третьей жаберных дуг; *Hy. Op.* - гиоидная жаберная крышка; *MOp, Mr* —челюстная жаберная крышка

Естественно, что активная работа жаберных крышек требовала точности движений и прочности опоры соответствующих висцеральных дуг на осевом черепе. Так как движения дуг происходили в горизонтальной плоскости (поворачивание средними сочленениями наружу и вперед, что сопровождалось отведением жаберной крышки), то надежная опора верхних концов висцеральных дуг могла быть создана либо двойным соединением, либо одним вертикально вытянутым сочленением. Двойное соединение дуг с черепом посредством двух pharyngobranchialia было

связано именно с этой активной работой жаберных крышек и поэтому оно развилось только вместе с последними. Оно является исходным для высших рыб с костным скелетом, но не для селахий. Первичным корнем жаберной дуги является infrapharyngobranchiale, развивающееся в верхнем отделе закладки жаберной дуги и лежащее непосредственно под слизистой оболочкой глотки. Наоборот, suprapharyngobranchialia являются позднейшими приобретениями, развившимися как дорсальные выросты epibranchialia в связи с усилением активной функции жаберных дуг. Так как жаберные крышки получили заметное развитие лишь на первых жаберных дугах, то и suprapharyngobranchialia образовались только на первых трех жаберных дугах и достигли наибольшего развития на первой из них (ни у одной рыбы не известны suprapharyngobranchialia на четвертой жаберной дуге). Жаберные крышки жаберных дуг были вытеснены в течение дальнейшей эволюции более значительными передними жаберными крышками. У Acanthodii это была челюстная крышка, а у Teleostomi — гиоидная. У первых ведущую роль в дыхательных движениях играла челюстная дуга, у вторых —

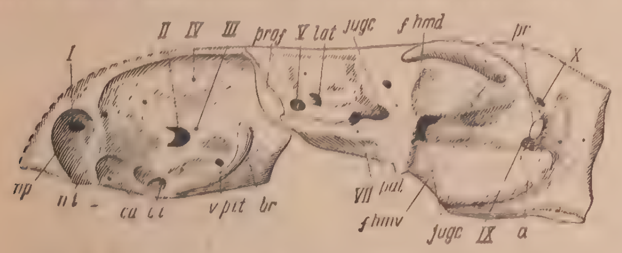


Рис. 3. Rhizodopsis sauroides. Черепная коробка сбоку по Ватсону

a — вентральное прикрепление первой жаберной дуги посредством infrapharyngobranchiale; *bp* — базиптеригоидный отросток для причленения palatoquadratum; *ca* — ямка для переднего (анторбитального, или этмоидного) причленения palatoquadratum; *c. l* — отверстие для выхода внутренней сонной артерии; *f. hmd* и *f. hmv* — дорсальная и вентральная суставные поверхности для hyomandibulare; *jugc* — переднее и заднее отверстия яремного канала; *lat* — отверстие для выхода надглазничной ветви бокового нерва; *nl* — внутренние ноздри; *np* — носовая ямка; *pal* — отверстие для выхода небной ветви VII; *pr* — дорсальное прикрепление первой жаберной дуги посредством suprapharyngobranchiale I; *prof* — выход глубокого глазничного нерва V; *v pit* — отверстие для входа питуитарной вены, *I — X* — отверстия для выхода соответствующих нервов

гиоидная. Соответственно требовалась прочная и устойчивая опора для этих дуг на осевом черепе. Как указано, точность движений в одной горизонтальной плоскости могла быть гарантирована лишь причленением этих дуг в двух точках, лежащих на вертикальной линии (или одним длинным вертикальным суставом). У Acanthodii palatoquadratum, как ведущая часть, имеет два причленения, лежащие одно над другим — посторбитальное над инфраорбитальным (хотя нижнее и выдвинуто несколько вперед под глазницу, но оно в то же время лежит более медиально, чем верхнее, и поэтому движения palatoquadratum происходили строго в горизонтальной плоскости). У Crossopterygii Rhipidista hyomandibulare, как ведущая часть, имеет два причленения (рис. 3), лежащие на одной вертикали. У древнейших Palaeoniscidae (Glaucolepis, Perleidus) hyomandibulare имело одно длинное вертикально поставленное сочленение, которое также гарантировало устойчивость дыхательных движений в горизонтальной плоскости (рис. 8).

По мере прогрессивного развития ведущей роли гиоидной дуги в дыхательных движениях жаберные дуги теряют свою активность. Они становятся тоньше (этому способствует и их окостенение) и располагаются более компактно, не столько позади, сколько медиально от гиоида [3, рис. 7]. Соответственно концентрации жаберного аппарата под

гиоидной дугой с его крышкой, меняется направление движений hyomandibulare — из горизонтальной плоскости оно постепенно переходит в вертикальную. Вертикальная линия причленения к черепу переходит в косую и, наконец, в горизонтальную. Этот переход хорошо виден на ряде ископаемых Palaeoniscidae — Glaucolepis, Perleidus, Ospia, Broughia. У современных многоперов (Polypterus) hyomandibulare причленяется еще под значительным (до 45°) углом к основанию черепа. То же самое заметно у Amia calva (особенно у личинок) и некоторых костистых рыб — Elops, Albula. У большинства костистых линия причленения hyomandibulare располагается горизонтально. С концентрацией жаберного аппарата под гиоидной дугой и ее жаберной крышкой заканчивается прогрессивное развитие гиоидной дуги как ведущего рычага дыхательных движений и вместе с тем роль жаберных дуг оказывается вновь (вторично) совершенно пассивной.

После этих замечаний вернемся к вопросу о первичности сочленений челюстной дуги и об их гомологизации.

Ясно, что для первой стадии развития дыхательных движений, при пассивной роли висцеральных дуг, значение их прикрепления к черепу было вообще ничтожно. Прикрепление челюстной дуги к черепу определялось не столько дыхательной функцией, сколько ее ролью как органа захватывания пищи. Прикрепление palatoquadratum могло осуществляться в одной точке на месте морфологически верхнего конца дуги. Как показали эмбриологические данные, это, очевидно, «палатобазальное», или, лучше сказать, «анторбитальное» причленение, на котором у селахий найдены и остатки pharyngomandibulare (А. Н. Северцов). Более значительное развитие этой связи (Cestracion) или развитие новой посторбитальной связи (Notidanidae) определяется требованиями большей устойчивости при питании твердой пищей. Это, следовательно, явления вторичные.

Для селахий мы признаем, таким образом, первичным только одно анторбитальное сочленение на месте морфологически верхнего конца челюстной дуги. Спрашивается, какое сочленение является его гомологом у Acanthodii и у Teleostomi? Обычно считается, что proc. orbitalis селахий представлен у некоторых Teleostomi, у Dipnoi и Tetrapoda базальным отростком («pedicutum» Huxley), соединяющимся с базиптеригоидным (базитрабекулярным) отростком черепа. Против такой гомологизации выступали, насколько мне известно, только Лакьер и Холмгрен (T. Lakjer [8], N. Holmgren [6]), которые считали, что орбитальное сочленение селахий является первично анторбитальным. На самом деле это сочленение весьма непостоянно. Оно имеется у немногих акул и гораздо чаще заменено подвешиванием челюсти при помощи связки. Такое более подвижное соединение несомненно является вторичным (приспособление к выдвижению рта). Однако даже и в том случае, если имеется более тесная связь или ясно выраженное сочленение, они занимают самое различное положение. Иногда сочленение лежит в задней части глазницы (Scymnus, Acanthias), чаще входит в глазницу посредине (Heptanchus, Chlamydoselachus), у самого переднего края глазницы (Scylliidae, Mustelidae) или даже впереди от глазницы, в этмоидной области (Heterodontus). Возможно, что и у акул это не всегда гомологичные образования, и, во всяком случае, это непостоянство указывает на зависимость положения анторбитального соединения от такого изменчивого фактора, как характер питания данной формы.

Если орбитальное причленение челюстной дуги акуловых действительно гомологично базиптеригоидному причленению Teleostomi и Tetrapoda, то мы должны допустить, что у древнейших Teleostomi, именно у Osteolepida, это причленение передвинулось назад и вверх на бока черепа позади глазниц (processus basipterygoideus располагается у них

сравнительно очень высоко). С другой стороны, у Osteolepida должно было возникнуть новое соединение у основания черепа впереди от глазниц, в этмоидной области, т. е. в том же месте, где помещается анторбитальное причленение у многих акул. В особенности большие трудности возникают при сравнении древнейших рыб — Acanthodii и Osteolepida. При необычайном внешнем сходстве между их челюстями пришлось бы допустить существование огромного расхождения. В обоих случаях имеется двойное причленение palatoquadratum — одно посторбитальное и одно суборбитальное. Последнее у Acanthodii явно гомологично орбитальному сочленению акул; у Osteolepida оно сдвинуто вперед в этмоидную область (рис. 3), так как сама челюсть разрасталась далеее вперед. В обоих случаях причленение лежит на переднем конце palatoquadratum. Однако, согласно обычной точке зрения, суборбитальное сочленение Acanthodii, хотя и отмечает передний конец челюстной дуги, но является (как у акул) гомологом базального сочленения, лежащего у Holostei, Dipnoi и Tetrapoda в средней или даже задней (Lepidosteus) части palatoquadratum. Между тем этмоидное соединение Osteolepida, также отмечающее передний конец челюстной дуги, считается новообразованием.

В эволюции предков Osteolepida должны были (при обычной гомологизации) произойти весьма значительные и с функциональной стороны совершенно непонятные изменения в причленении челюстной дуги. Посторбитальное причленение Acanthodii должно было исчезнуть и, однако, оно должно было заместиться новым сочленением в той же области (и с той же функцией). Именно, суборбитальное сочленение Acanthodii должно было переместиться назад и вверх позади орбит и занять у Osteolepida положение посторбитального причленения. Вместе с тем впереди от орбит, в обонятельной области, должно было возникнуть новое, этмоидное, соединение.

Для таких сложных преобразований не было, однако, никаких предпосылок функционального характера. В обоих случаях мы имеем дело с амфистильными черепами, в которых челюстная дуга принимала активное участие в дыхательных движениях. Как показывает положение сочленений palatoquadratum у Acanthodes и двойное сочленение hyomandibulare у Osteolepida (рис. 3), дыхательные движения имели в обоих случаях примитивный характер механизма разрежающего насоса (при всасывании воды висцеральные дуги поворачивались своими средними суставами наружу и вперед; жаберные крышки отводились в сторону). При амфистилии активное участие челюстной дуги в дыхательных движениях возможно лишь при наличии опоры palatoquadratum на черепе в двух точках. Тройное прикрепление было бы возможно, даже в качестве переходной фазы, только при расположении всех трех точек по одной линии. При сложной форме стенок черепа и челюстей это почти неосуществимо. При сохранении амфистилии у примитивных Teleostomi замена сочленений, при которой впереди развивается новое сочленение, а заднее редуцируется, совершенно невероятна, тем более, что старое орбитальное сочленение должно при этом переместиться на место прежнего посторбитального и взять на себя полностью его же функцию. Кроме того, орбитальный отросток акуловых рыб должен был сначала подняться по задней стенке орбиты вверх до посторбитального отростка черепа (у Osteolepida), а затем в дальнейшей эволюции (Coelacanthidae, Dipnoi, Tetrapoda) вновь спуститься позади глазницы вниз до основания черепа. Все это представляется совершенно невероятным. Поэтому я склонен думать, что орбитальное сочленение акуловых рыб, отмечающее передний (морфологически верхний) конец челюстной дуги, сохранилось у Teleostomi и у Tetrapoda в виде их этмоидного соединения (junctura ethmopalatina). Для разбираемых здесь вопросов имеет особенно большое значение установление первичного соединения pala-

toquadratum у Teleostomi. Как уже указывалось, оно было двойным и это было связано с активной ролью челюстной дуги в дыхательных движениях нового типа. Именно прогрессивное развитие жаберных крышек как частей разрежающего насоса определило свою особую линию развития висцерального аппарата Teleostomi. Так как эта линия наметилась уже у Acanthodii и нашла у них своеобразное выражение, то мы должны начать описание строения висцерального скелета именно с этой группы и затем провести сравнение с древнейшими Teleostomi.

Как уже говорилось, у Acanthodii имелось два причленения palatoquadratum к черепной коробке: одно посторбитальное, помещавшееся выше глазниц, и другое — инфраорбитальное, лежавшее у дна черепа в задней части глазниц. Первое обращено суставной головкой вперед (суставная ямка на посторбитальном отростке черепа обращена назад), а второе — назад. Это давало наилучшую опору верхней челюсти при дыхательных движениях, производимых при помощи дорсально расположенной (вероятно, значительной частью и антеродорсально) мускулатуры (m. levator palatoquadrati). В верхнем углу palatoquadratum, под местом посторбитального сочленения, имелось отверстие, ведущее наружу и назад. По всей вероятности, через это отверстие проходили (рис. 10) челюстные ветви тройничного нерва (n. maxillo-mandibularis V). Высокое положение выхода нерва связано с тропибазией — головной мозг помещался над и позади орбит. Посторбитальный отросток продолжался в заднеглазничный валик, в верхней части которого проходил канал, через который выходила из орбиты яремная вена. Верхний отдел гиоидной дуги — epihyale, или hyomandibulare,— был наверху расширен. Сочленение с боковой стенкой черепа было поставлено вертикально, однако было ли здесь двойное причленение или одно длинное — неизвестно, так как верхний конец hyomandibulare оставался хрящевым, так же как и соответствующая часть стенки черепа. Все же характер дыхательных движений ясен уже из сказанного. Висцеральные дуги двигались в горизонтальной плоскости, т. е. своими средними суставами наружу и вперед.

У Osteolepida palatoquadratum имело общую форму, весьма напоминающую palatoquadratum Acanthodii. Сходство усиливается наличием двух прикреплений — одного заднеглазничного, в котором сустав обращен медиально, и одного анторбитального,— в этмоидной области. Позади заднеглазничного сочленения в верхнем крае palatoquadratum имеется вырезка (рис. 11), через которую выходили на поверхность челюстные ветви тройничного нерва. Положение этих сочленений показывает возможность движений почти в горизонтальной плоскости, хотя эта возможность и была ограничена вынесением анторбитального сочленения вперед от глазниц. Верхний отдел гиоидной дуги — hyomandibulare имело два сочленения, лежащие на вертикали одно над другим. Оба сочленения первой жаберной дуги лежали также в вертикальной плоскости одно над другим (рис. 3). Это показывает ясно, что висцеральные дуги двигались, как и у Acanthodii, в горизонтальной плоскости.

Если мы согласимся с обычной гомологизацией, то подглазничное сочленение Acanthodii является базальным (базиптеригоидным), а подобное же сочленение Osteolepida — этмоидным. С другой стороны, верхнее сочленение у Acanthodii является посторбитальным, а такое же сочленение у Osteolepida оказывается базальным (базиптеригоидным). Конечно, можно было бы предположить очень большое расхождение этих форм в процессе их эволюции. Можно было бы предположить, что базальное сочленение Acanthodii переместилось у предков Osteolepida вверх по задней стенке глазницы, что оно заместило посторбитальное сочленение, которое у них исчезло, и что у Osteolepida впереди развилось новое — этмоидное сочленение. Сходство между этими формами

было бы чисто внешнее, основанное на конвергенции. Однако при общем сходстве примитивных для Teleostomi дыхательных движений в обеих группах ископаемых рыб мы не можем себе представить мотивов для столь сложных морфологических преобразований. С другой

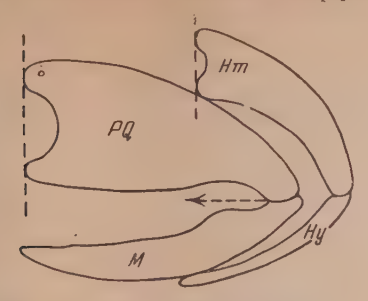


Рис. 4. Схема, показывающая вертикальные линии прикрепления первых висцеральных дуг и направление их движения при отведении (вдыхании) у форм, исходных для Teleostomi

Hm — hyomandibulare; *Hy* — hyoideum; *M* — mandibula; *PQ* — palatoquadratum

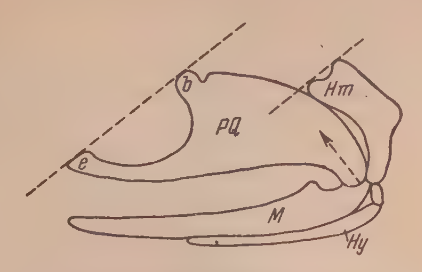
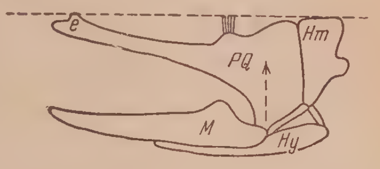


Рис. 5. Схема, показывающая косые линии прикрепления первых висцеральных дуг и направление их движения при отведении (вдыхании) у примитивных Crossopterygii и Chondrostei

b—посторбитальное, или базиптеригоидное, причленение; *e* — анторбитальное, или этмоидное, причленение. Остальные обозначения, как на рис. 4

Рис. 6. Схема, показывающая горизонтальную линию прикрепления первых висцеральных дуг и направление их движения при отведении (вдыхании) у высших рыб (Holostei и Teleostei)

e — этмоидное причленение; базиптеригоидное причленение заменено связкой. Остальные обозначения — как на рис. 4



стороны, перемещение орбитального причленения вперед у всех Teleostomi вполне понятно. Несомненно, что Crossopterygii пошли значительно дальше по пути эволюции дыхательных движений, чем Acanthodii. У них уже намечается концентрация жаберных дуг и, во всяком случае, ведущее значение приобрела гиоидная дуга. Челюстная дуга теряет активное участие в дыхании, она теряет свою подвижность и укрепляется в связи со своей основной функцией захватывания пищи. Перемещение инфраорбитального причленения вперед, в этмоидную область, вполне понятно с этой точки зрения; оно действительно укрепляет верхнюю челюсть (опора в двух максимально удаленных точках). Поэтому мы считаем, что инфраорбитальное сочленение Acanthodii и этмоидное причленение Osteolepida гомологичны. У других Crossopterygii и у Teleostomi вообще челюстная дуга участвует в дыхательных движениях; однако они происходят уже не в горизонтальной, а в вертикальной плоскости. Соответственно произошел поворот линии прикрепления hyomandibulare из вертикального положения в горизонтальное (нижнее причленение выдвигалось вперед и вверх, а верхнее — назад) и точно так же линия прикрепления palatoquadratum из первоначально вертикального положения у Acanthodii (рис. 4) перешла в наклонное положение у Osteolepida (рис. 5) и в горизонтальное у других Teleostomi (рис. 6). При этом нижнее орбитальное причленение выдвигалось вперед, а заднее — посторбитальное (Acanthodii) — передвигалось вниз и назад. Эти перемещения, таким образом, ясно обусловлены преобразованием дыхательных движений, т. е. изменением функции, и, кроме того, могут быть прослежены в ряду Crossopterygii. Заднеглазничное причленение palatoquadratum у Osteolepida бесспорно гомологично базальному (базиптеригоидному) причленению некоторых Teleostomi —

Actinopterygii (особенно Palaeoniscidae), Dipnoi и Tetrapoda. Однако оно лежит у Osteolepis, Rhizodopsis (рис. 3), Megalichthys, Dictyonosteus (рис. 9) не у основания, а необычно высоко по бокам черепа (напоминая, как указывалось, посторбитальное сочленение Acanthodii). У Eusthenopteron оно располагается несколько ниже, у Diplocercides еще ниже, почти у основания черепа.

Гомология сочленений частью подтверждается гомологией отростков, на которых они располагаются. Посторбитальный отросток черепа служит защитой для органа зрения и вряд ли гомологичен у различных рыб. Однако в некоторых случаях обнаруживается его характерная связь с другими органами, которая позволяет провести сравнение с некоторой долей уверенности. Базиптеригоидный (базитрабекулярный) отросток черепа характеризуется у Dipnoi и у Tetrapoda определенными отношениями к нервам и сосудам, которые также дают возможность гомологизации. Соотношения обоих отростков со стенками черепа у Teleostomi выявляются яснее всего на эмбриональных стадиях развития. Базитрабекулярный отросток развивается у Amia и Lepidosteus как боковой вырост основания хрящевого черепа позади орбит в области полярных хрящей, т. е. по бокам от гипофизарного отверстия (позднее — ямки), на грани между трабекулами и парахордалиями. Эта область отмечается на более поздних стадиях своим положением между отверстием для выхода n. palatinus VII и отверстиями для входа art. carotis interna и для выхода vena pituitaria. У Amia calva нет базального сочленения с palatoquadratum и proc. basipterygoideus развит слабо. У Lepidosteus сочленение имеется и proc. basipterygoideus является мощным выступом. Базитрабекулярные отростки помещаются у основания черепа, но укрепляются также своей прочной связью с боками черепа в заднеглазничной области. У Amia calva они переходят в дорсально направленные стержни, соединяющиеся с надглазничной областью черепа. Это — pila lateralis (de Beer [4]), которые являются зачатком парной ветви базисфеноида или алисфеноидных ножек (alisphenoid pedicle, Allis s. lateral basisphenoid rod, Stensiö), соединяющихся дорсально с алисфеноидами (рис. 7). Кроме этого, базиптеригоидный выступ переходит позади в хрящ стенки камеры тройнично-лицевых ганглиев — lamina lateralis, образующий ясный заднеглазничный валик, переходящий вверху в сильно выступающий processus postorbitalis (рис. 7). Все эти части характеризуются также определенными соотношениями с сосудами и нервами этой области головы. Lamina lateralis покрывает снаружи проходящую под ней яремную вену (v. capitis lateralis) и r. hyomandibularis VII. Она помещается между задним выходным отверстием этой вены и нерва и передним большим отверстием, образующим передний край lamina lateralis, через которую выходят челюстные ветви тройничного нерва — n. maxillo-mandibularis V. Передний заднеглазничный стержень — pila lateralis (рис. 7) располагается между этим отверстием для выхода челюстных ветвей тройничного нерва и общим отверстием для выхода глубокого глазничного нерва (n. ophthalmicus profundus V) и для входа v. capitis lateralis в яремный канал (обычно соединенный с лежащей глубже камерой тройнично-лицевых ганглиев). Заднеглазничный отросток (proc. postorbitalis) отличается не только своим положением как дорсальное продолжение lamina lateralis, но еще и каналом для выхода n. oticus VII и в своей задней части каналом или желобом для дорсального выроста брызгальца — spiraculum (рис. 7).

Если принять во внимание эти топографические соотношения, то оказывается возможным провести сравнение с древнейшими ископаемыми Teleostomi — Palaeoniscidae и Osteolepida.

У Palaeoniscidae имелся хорошо развитый proc. basipterygoideus (имелось ли, однако, сочленение с palatoquadratum, неизвестно).

Он располагается у основания черепа в заднеглазничной его части, несколько впереди от области гипофиза, между выходным отверстием n. palatinus VII позади и входным отверстием art. carotis interna впереди (и медиально) (виды *А* и *В* по Ватсону [11]). Медиально и вверх от базиптеригоидных отростков поднимались парные ветви базисфеноида (рис. 8), разделяющие передние отверстия камеры тройничнолицевых ганглиев, соединенной с миодомом. Позади основания базиптеригоидных отростков были связаны со стенкой этой камеры, т. е. lamina lateralis, которая впереди переходила в заднеглазничный валик с более или менее выдающимся proc. postorbitalis (рис. 8). В задней части по-

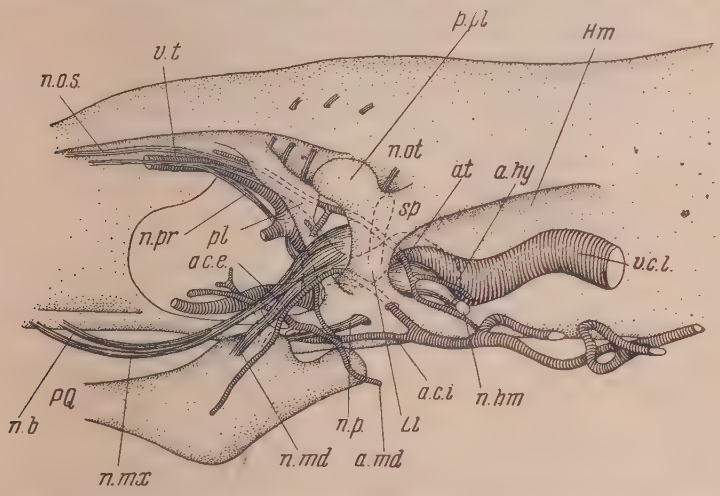


Рис. 7. Amia calva, личинка 26 мм. Реконструкция височной области головы

a. c. e., *a. c. i.* — наружная и внутренняя сонные артерии; *a. md.* — челюстная артерия; *a. hy* — гиоидная артерия; *a. t* — arteria temporalis; *Hm* — ямка для причленения hyomandibulare; *Ll* — lamina lateralis; *n. b.* — n. buccalis lat.; *n. hm.* — n. hyomandibularis VII; *n. md.*, *n. mx* — нижне- и верхнечелюстная ветви V; *n. o. s.* — надглазничная ветвь бокового нерва; *n. ot.* — n. oticus lateralis; *n. pr* — глубокий глазничный нерв V; *pl* — pila lateralis (алисфеноидная ножка); *p. po* — заднеглазничный отросток черепа; *PQ* — palatoquadratum; *sp* — спиракулярный канал; *v. c. l.* — vena capitis lateralis; *v. t.* — vena temporalis; *n. p.* — n. palatinus VII

следнего проходил канал для дорсального выроста брызгальца. Как видим, соотношения были те же самые, что и у современных Holostei. Поэтому мы считаем их базиптеригоидные отростки гомологичными.

Если мы перейдем теперь к сравнению с Crossopterygii, то найдем несколько иные соотношения. Позади глазниц имеется (Osteolepis, Rhizodopsis, Dictyonosteus) выступ — нечто вроде заднеглазничного валика, на котором помещается суставная поверхность для причленения palatoquadratum. Это образование находится примерно в районе гипофиза, но несколько выше; впереди от него имеются отверстия для выхода vena pituitaria и для входа art. carotis interna. Дорсально этот выступ продолжается в виде валика (рис. 9), поднимающегося до крыши черепа, располагаясь между выходом глубокого глазничного нерва (n. ophthalmicus profundus), непосредственно впереди от него, и большим отверстием для выхода челюстных ветвей тройничного нерва. У Osteolepida с разделенным черепом щель между передним и задним окостенениями черепа проходила как раз по этому отверстию, т. е позади указанного валика (рис. 3). Стеншьо [10] называет этот валик алисфеноидным (рис. 9). Очевидно, он гомологичен ветвям базисфеноида, поднимающимся вверх к алисфеноидам у Chondrostei и Holostei, т. е. эмбриональным pila lateralis. Как видно, положение сочленения palatoquadratum с черепом морфологически соответствует бази-

птеригоидному сочленению. Так это и было оценено Ромером, Стеншьо и другими авторами. Однако базиптеригоидные отростки помещаются в этом случае необычно высоко по бокам черепа, а не у его основания. Впрочем, и выходы указанных нервов располагаются исключительно высоко — в дорсальной части черепа (рис. 3, 9), что соответствовало

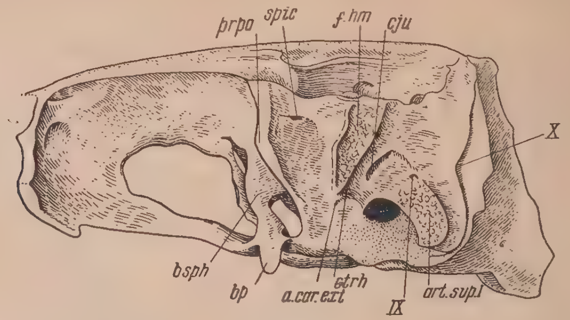


Рис. 8. Glaucolepis Stensiöi. Черепная коробка по Нильсену

a. car. ext.—отверстие для входа наружной сонной артерии; *art. sup. I* — суставная поверхность для причленения suprapharyngobranchiale I; *bp* — базиптеригоидный отросток; *bsph* — восходящие ветви базисфеноида (алисфеноидные ножки); *cju* — заднее отверстие яремного канала; *ctrh* — отверстие для выхода гиомандибулярного нерва VII; *fhm* — суставная поверхность для причленения hyomandibulare; *prpo* — заднеглазничный отросток черепа; *spic* — спиракулярный канал; *IX*, *X* — отверстия для выхода языкоглоточного и блуждающего нервов

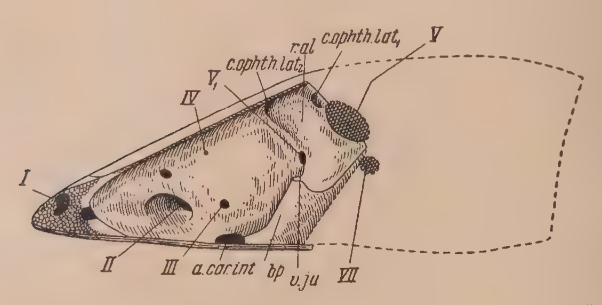


Рис. 9. Dictyonosteus arcticus. Передняя часть черепной коробки по Стеншьо

a. car. int. — отверстие для выхода внутренней сонной артерии; *bp* — базиптеригоидный отросток; *c. ophth. lat.*$_{1,2}$ — переднее и заднее отверстия канала для надглазничной ветви бокового нерва (проходит под алисфеноидным валиком, ср. Amia, рис. 7); *r. al* — алисфеноидный «валик» (ножка); *v. ju* — желобок на месте прохождения яремной вены; *I—VII* — отверстия для выхода соответствующих нервов; V$_1$ — отверстие для выхода глубокого глазничного нерва

дорсальному положению мозга в этих тропибазальных черепах. Поэтому мы считаем проведенную гомологизацию правильной. Имеется, однако, и другое, гораздо более существенное отличие. Все упомянутые образования не имеют никакого отношения к lamina lateralis. Стенка яремного канала помещается далеко позади, а также далеко позади располагаются выходы лицевого нерва. Особенно далеко отодвинуты друг от друга глазничная и слуховая области у форм с разделенным черепом: Ectosteorhachis (Megalichthys), Rhizodopsis (рис. 3), Osteolepis, Eusthenopteron, Diplocercides (из Coelacanthini). Это своеобразие определяется, быть может, именно подвижностью черепа и широким раздвиганием мест прикрепления челюстной и гиоидной дуг (т. е. palatoquadratum и hyomandibulare).

При сравнении с Acanthodii мы наталкиваемся на еще гораздо бо́льшие трудности, вследствие скудости наших данных о строении их черепа, а также вследствие значительно большего филогенетического расхождения этих форм.

У Acanthodii оба причленения palatoquadratum лежат примерно в области гипофиза — одно у основания черепа, а другое по бокам, на заднеглазничном отростке. Имелся хорошо выраженный заднеглазничный валик, сквозь который проходил канал для прохождения яремной вены. Выходы нервов из черепа неизвестны. Однако известно, что и у Acanthodii череп был тропибазальным, и, следовательно, выходы нервов могли располагаться довольно высоко позади глазниц, как у Crossopterygii. В переднем верхнем углу palatoquadratum, позади места сочленения, имелось отверстие. С большой долей вероятности можно предположить, что через это отверстие выходили на наружную поверхность palatoquadratum челюстные ветви тройничного нерва (рис. 10). В таком случае весьма вероятно, что отверстие для выхода n. maxillomandibularis V находилось непосредственно позади proc. postorbitalis в хрящевой части черепа. В верхнем окостенении, медиально от proc. postorbitalis, имеется канал, направленный прямо вперед в орбиту. Очевидно, по этому каналу проходил глубокий глазничный нерв (n. profundus V). В таком случае весь посторбитальный валик, повидимому, гомологичен алисфеноидному валику Crossopterygii. Правда, Стеншьо считает, что у последних яремная вена проходила под валиком. Однако у Amia она проходит под (медиально) ветвями базисфеноида (pila lateralis). Положение яремной вены у Crossopterygii нельзя считать установленным. Стеншьо находит у Dictyonosteus (рис. 9), что vena pituitaria направляется по желобку прямо вверх вдоль переднего края базиптеригоидного отростка, в котором имеется ясный желоб для яремной вены, и поэтому предполагает, что последняя пересекала алисфеноидный валик прямо над базиптеригоидным отростком. Однако на алисфеноидном валике никакого желоба не имеется. Между тем тут же у переднего края алисфеноидного валика имеется отверстие для выхода глубокого глазничного нерва. Мне представляется весьма вероятным, что яремная вена выходила из орбиты совместно с этим нервом через одно общее отверстие (как, например, у Amia calva). Если это так, то внешнее сходство в строении и прикреплении palatoquadratum к черепу у Crossopterygii и у Acanthodii углубляется морфологическим сходством. Оно дополняется тем, что и у Acanthodii была ярко выраженная тропибазия черепа и глазницы помещались на переднем конце головы. У Crossopterygii базиптеригоидное сочленение помещается, в отличие от других Teleostomi, довольно высоко на боковой стенке черепа позади глазниц. У Acanthodii оно помещается еще несколько выше. Если бы оказалось, что у Crossopterygii яремная вена действительно проходит латерально от алисфеноидных валиков, то это все же не является препятствием для указанной гомологизации, так же, как не препятствует этому и прохождение яремной вены вентрально от заднеглазничного сочленения у Acanthodii. При наличии канала для яремной вены заднеглазничное сочленение Acanthodii могло в процессе эволюции переместиться вниз по заднеглазничному валику и занять положение под яремной веной. Такое перемещение, как мы уже отмечали, определялось изменением дыхательных движений palatoquadratum (переходивших из горизонтальной плоскости в вертикальную). Оно действительно имело место, и дальнейшие его этапы видны в истории Crossopterygii. Если мы, таким образом, гомологизируем заднеглазничное сочленение palatoquadratum Acanthodii с базиптеригоидным сочленением Crossopterygii, то это не значит, что мы сравниваем proc. postorbitalis Acanthodii с proc. basipterygoideus Crossopterygii. В данном случае мы гомологизируем именно сочленения, но не те части черепа, на которых они

помещаются. Заднеглазничный отросток имеет у рыб различное положение, и несомненно, что proc. postorbitalis древнейших акулообразных, как, например, Cladodus, у которого через него проходила не только яремная вена, но и лицевой нерв, совершенно не сравним ни с одноименным отростком современных акул, ни с заднеглазничным отростком Chondrostei и Holostei. У Crossopterygii его нет вовсе. Заднеглазничный отросток Acanthodii, повидимому, не сравним с отростком других рыб, однако он помещается на верхнем конце заднеглазничного валика, который мы сравниваем с алисфеноидным валиком Crossopterygii и алисфеноидными ножками базисфеноида Chondrostei и Holostei. Это дает нам возможность сравнивать сочленения, располагающиеся у Acanthodii на верхнем конце алисфеноидного валика, у Crossopterygii посредине, а у Actinopterygii у самого его основания.

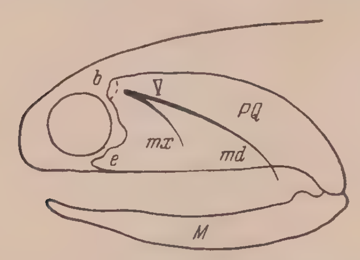


Рис. 10. Схема, показывающая положение сочленений palatoquadratum у Acanthodii

b — посторбитальное сочленение; *e* — анторбитальное сочленение; *M* — нижняя челюсть; *PQ*— palatoquadratum; *V*—предполагаемый ход челюстных ветвей тройничного нерва (*mx* и *md*)

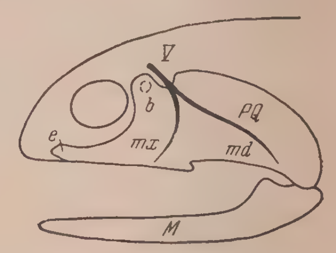


Рис. 11. Схема, показывающая положение сочленений palatoquadratum у примитивных кистеперых рыб

b—посторбитальное (этмоидное) сочленение. Остальные обозначения, как на рис. 10

Таким образом, мы приходим к выводу, что посторбитальное сочленение исходных форм, лежавшее выше глазниц (подобно посторбитальному сочленению Acanthodii), переместилось в течение эволюции Crossopterygii (Osteolepida, Coelacanthini) и Actinopterygii (а также Dipnoi и Tetrapoda) вдоль задней стенки орбиты вниз к основанию черепа. Это перемещение вполне понятно, если учесть эволюцию дыхательных движений висцерального аппарата — переход от движений в горизонтальной плоскости (средними сочленениями вперед) к движениям в вертикальной плоскости (челюстным суставом вбок и вверх). Линия, соединяющая оба прикрепления palatoquadratum к черепу, располагалась у исходных форм вертикально (Acanthodes), ложится у Osteolepida под возрастающим углом к вертикали и располагается у Teleostomi — Actinopterygii (а также у Tetrapoda) в горизонтальной плоскости (рис. 4, 5, 6). Эти изменения обусловлены, следовательно, преобразованием дыхательной функции челюстной дуги. С развитием гиостилии у Actinopterygii место задней опоры челюстной дуги при дыхательных движениях переносится далее назад на более подвижное hyomandibulare, базальное сочленение palatoquadratum заменяется связкой или вовсе прерывается, а вслед затем редуцируется и базиптеригоидный отросток (рис. 6). Перемещение базального сочленения происходило у Crossopterygii — Tetrapoda не только по заднеглазничной области черепа, но и по самому palatoquadratum. У Crossopterygii Osteolepida оно лежало в передневерхнем углу palatoquadratum в верхней части того выступа, который является гомологом processus ascendens (рис. 11). У палеозойских Coelacanthini оно лежит гораздо ниже, а над ним, в области верхнего конца proc. ascendens, появляется новое сочленение с выступом на алисфеноидном валике (см. Diplocercides, Стеншьо

[10]). У Tetrapoda базиптеригоидное сочленение лежит на palatoquadratum, у основания поднимающегося над ним proc. ascendens (рис. 12), а в верхнем конце последнего имеется прочная связь с алисфеноидной областью черепа. Это перемещение базального сочленения вниз по proc. ascendens несомненно связано уже с уменьшением подвижности palatoquadratum, а развитие нового сочленения в верхнем конце его proc. ascendens означает полное освобождение от дыхательных движений (переход к аутостилии). У двоякодышащих и у наземных позвоночных базальное сочленение сохраняется вместе со всеми его типичными соотношениями, но сочленение нередко заменяется более тесными связями и дополняется прочным соединением покровных костей (птеригоидов с парасфеноидом). Кроме того, развиваются еще

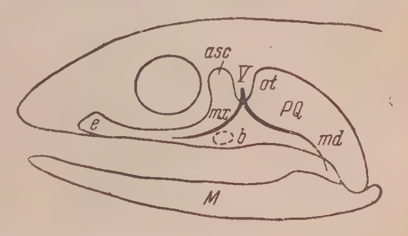


Рис. 12. Схема, показывающая положение сочленений palatoquadratum у примитивных Tetrapoda

b — базиптеригоидное сочленение; *e* — этмоидное сочленение; *asc* — processus ascendens palatoquadrati; *ot* — processus oticus palatoquadrati. Остальные обозначения, как на рис. 10

два посторбитальных соединения на двух верхних отростках palatoquadratum — на уже упомянутом processus ascendens, поднимающемся над базальным сочленением, и на processus oticus, поднимающемся в задней части palatoquadratum к боковой стенке слуховой капсулы. Эти отростки в общем гомологичны задней части palatoquadratum Teleostomi и, в частности, Crossopterygii. Верхняя вырезка на palatoquadratum Osteolepida, через которую выходили на его поверхность челюстные ветви тройничного нерва, обозначает границу между областью processus ascendens впереди и областью processus oticus позади (рис. 11). Эта вырезка углублялась, и таким образом processus ascendens все более отделялся от processus oticus (рис. 12). Эти отростки Dipnoi и Tetrapoda представляют, следовательно, прямое наследие от исходных форм кистеперых рыб. Однако верхняя связь обоих отростков с черепом несомненно является вторичной. Она означает дальнейшее укрепление челюстей и указывает на специализацию в функции захватывания пищи и освобождение челюстей от дыхательной функции висцерального аппарата.

Выводы

1. У ископаемых Acanthodii, с одной стороны, и у примитивных Teleostomi, с другой, челюстная дуга, так же как гиоидная, имела двойное соединение с черепной коробкой. У Acanthodii palatoquadratum причленялось к основанию черепа под глазницей и к боковой стенке черепа непосредственно позади глазниц. Линия прикрепления верхней челюсти стояла почти вертикально, и при вдыхании задний конец palatoquadratum отводился в горизонтальной плоскости (так же как конец hyomandibulare и средние сочленения жаберных дуг). Челюстная дуга была у этих рыб носителем жаберной крышки и играла руководящую роль в дыхательных движениях. У древнейших кистеперых — Osteolepida двойное соединение челюстной дуги с черепом имело весьма сходный характер, хотя подвижность palatoquadratum была ограничена. Ведущую роль в дыхательных движениях играла гиоидная дуга. Суборбитальное причленение palatoquadratum выдвинуто далее вперед — в обонятельную область. Посторбитальное — располагается непосредственно позади глазниц и перемещается

у позднейших форм с боков черепа к его основанию. Таким образом, почти вертикальная линия прикрепления верхней челюсти Acanthodii становится наклонной при вынесении подглазничного сочленения вперед и горизонтальной при перемещении заднеглазничного (базиптеригоидного) сочленения к основанию черепа. Это изменение явно связано с таким же изменением линии прикрепления hyomandibulare и определяется концентрацией жаберного аппарата под жаберной крышкой и изменением дыхательных движений, переходящих из горизонтальной плоскости (отведение сзади) в вертикальную (отведение снизу).

2. Перемещение базиптеригоидного сочленения к основанию черепа происходило, с одной стороны, по заднеглазничному «алисфеноидному» валику черепа и, с другой стороны, по заднеглазничному краю palatoquadratum. Таким образом освобождалась восходящая ветвь palatoquadratum, отделенная вырезкой для прохождения челюстных ветвей тройничного нерва от остальной ее части. Часть, лежащая впереди вырезки — processus ascendens, обладает у своего основания базиптеригоидным сочленением и приобретает у Coelacanthini новое сочленение на своем верхнем конце. У наземных позвоночных на месте этого сочленения произошло приращение. Часть, лежащая позади вырезки,— processus oticus, получила у наземных позвоночных причленение (иногда — сращение) к боковой стенке слуховой капсулы. Оба характерных верхних отростка palatoquadratum наземных позвоночных (и Dipnoi) заключаются, следовательно, уже в palatoquadratum кистеперых рыб; однако их соединения с черепной коробкой — новые приобретения, означающие дальнейшее укрепление челюстей, их специализацию в хватательной функции и полное освобождение от дыхательных движений жаберного аппарата.

Литература

1. Воскобойников М. М., Der Apparat der Kiemenathmung bei den Fischen, Zool. Jb., Anat., Bd. 55, 1932.—2. Северцов А. Н., Морфологические закономерности эволюции, М., 1939.— 3. Шмальгаузен И. И., О прикреплении висцеральных дуг к осевому черепу у рыб, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 5, 1950.— 4. Beer G. R., de, The development of the vertebrate skull, Oxford, 1937.— 5. Gegenbaur C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 3. Das Kopfskelett der Selachier etc., Leipzig, 1872.— 6. Holmgren N., Studies on the head of fishes, IV, Acta Zool., vol. 24, 1943.— 7. Huxley T. H., On Ceratodus Forsteri etc., Proc. Zool. Soc. London, 1876.— 8. Lakjer T., Gaumenregion bei Sauriern, Zool. Jb. Anat., Bd. 49, 1927.— 9. Luther A., Beiträge zur Kenntnis von Muskulatur u. Skelett des Kopfes des Haies Stegostoma tigrinum u. d. Holocephalen, Acta Societ. Fennicae, vol. 37, 1909.— 10. Stensiö E. A. u. Holmgren N., Kranium u. Visceralskelett der Acranier, Cyclostomen u. Fische, Handb. der vergl. Anatomie d. Wirbeltiere, IV, Berlin, 1936.— 11. Watson D. M. S., The structure of certain Palaeoniscoids etc., Proc. Zool. Soc. London, 1925.— 12. Watson D. M. S., The Acanthodian fishes, Trans. Roy. Soc. London, B, vol. 228, 1937.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 2

РОЛЬ ОСТИСТОГО ОТРОСТКА ВТОРОГО ГРУДНОГО ПОЗВОНКА НЕКОТОРЫХ ГРЫЗУНОВ

П. П. ГАМБАРЯН

Институт зоологии и фитопатологии АН Армянской ССР

Вопрос о роли остистых отростков давно привлекал внимание исследователей.

По Бровару [1, 2], длинные остистые отростки являются одной из составных частей органа жесткости позвоночника, работающего на сопротивление дорсальной флексии. Надостистая связка является второй составной частью этого органа жесткости. Обе эти части вместе работают по принципу решетчатых балок, или ферм.

Решетчатые балки, или фермы,— это сооружение, в котором сила, стремящаяся согнуть тело, т. е. сила, работающая на излом, разлагается на две силы: одна из них сжимает балку сжатия, другая растягивает балку растяжения. Тем самым достигается наибольшая прочность при наименьшей затрате материала (рис. 1). В балке *АБ* сила *р* работает на излом балки в точке *а*. В ферме $А^1$ $Б^1$ $В^1$ сила *р* работает на сжатие балки $В^1$ $Г^1$ и растяжение балок $В^1$ $Б^1$ и $В^1$ $А^1$. По тому же принципу построены остистые отростки с надостистой связкой. Такое понимание роли остистых отростков может служить для объяснения их сильного развития во многих частях позвоночного столба.

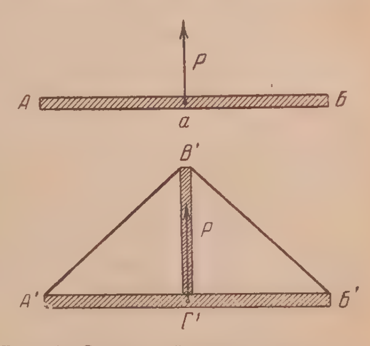


Рис. 1. Схема действия силы *р* на обычный брус *АБ* и решетчатую балку, или ферму, $А^1Б^1В^1$

У грызунов довольно часто встречается явление сильного разрастания остистого отростка второго грудного позвонка. Попытка объяснить роль этого отростка привела к выявлению принципиально нового органа, названного органом «амортизации позвоночного столба».

Орган амортизации позвоночного столба служит для смягчения сотрясений позвоночника. Он состоит из: а) одного сильно развитого остистого отростка, б) треугольный пластинки, подвижно прикрепленной к верхушке этого отростка, в) ряда сухожильных тяжей, прикрепленных как к треугольной пластинке, так и к самому остистому отростку, и пучков полусухожильного мускула, оканчивающегося на треугольной пластинке у его основания.

Описание органа амортизации позвоночника

Наиболее типично орган амортизации выявляется у серой крысы Rattus norvegicus Berk. (рис. 2). У нее остистый отросток второго грудного позвонка сильно развит, направлен вертикально, цилиндрической формы, с расширенной верхушкой, к которой присоединяется суставом

более или менее вытянутая треугольная пластинка. Треугольная пластинка направлена краниально; с вентральной стороны от нее начинается ряд сухожильных тяжей. Первый — вытянуто-овальный в поперечном разрезе (рис. 2, *а*) — начинается у самого основания пластинки и оканчивается на остистом отростке первого грудного позвонка. Кроме этого сухожильного тяжа, на остистом отростке первого грудного позвонка оканчиваются с обеих сторон сухожилья m. spinalis dorsi, а также надостистая связка, идущая с верхушки остистого отростка второго грудного позвонка. Второй сухожильный тяж — более плоский (рис. 2, *б*), тоньше первого, начинается краниальнее от вентральной стороны треугольной пластинки. Оканчивается он на остистом отростке седьмого шейного позвонка. Третий сухожильный тяж (рис. 2, *в*) — уже совсем тонкий, прозрачный, серо-

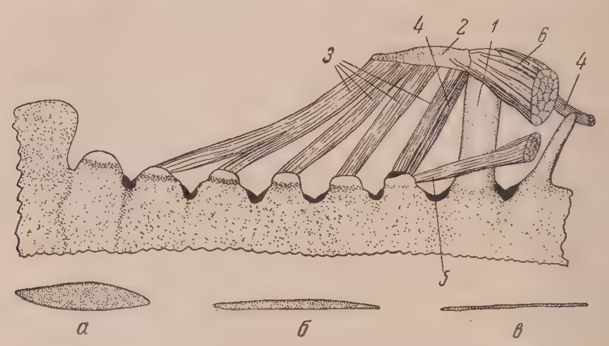


Рис. 2. Орган амортизации позвоночника крысы

1 — остистый отросток второго грудного позвонка; *2* — треугольная пластинка; *3* — сухожильные тяжи к остистым отросткам первого грудного и последним шейным позвонкам; *4* — надостистая связка; *5* — сухожилье m. spinalis; *6* — сухожилье m. semispinalis. *а* — поперечный разрез первого сухожильного тяжа, *б* и *в* — то же второго и третьего сухожильных тяжей

ватого цвета, начинается непосредственно краниальнее второго сухожильного тяжа от вентральной поверхности треугольной пластинки. Оканчивается он на остистом отростке шестого шейного позвонка. Четвертый сухожильный тяж начинается краниальнее третьего от треугольной пластинки и оканчивается одной ветвью на остистом отростке пятого шейного позвонка, а другой ветвью на остистом отростке четвертого шейного позвонка. Этот тяж наиболее слабый из всех приведенных. К верхушке остистого отростка второго грудного позвонка прикрепляется надостистая связка, идущая от остистых отростков последующих позвонков. К основанию треугольной пластинки с обеих сторон прикрепляются пучки m. semispinalis. Все приведенные части вместе составляют единое функциональное целое органа амортизации.

Орган амортизации ослабляет сотрясение позвоночного столба и головы. Этот орган расположен в области наиболее резко выраженного сотрясения, возникающего при падении на передние конечности во время прыжков. В первую очередь действие резкого толчка смягчается специальным пружинным приспособлением кисти (Манзий [7]). Кроме специальных приспособлений в кисти, имеются также приспособления и в других частях конечностей, например строение гиалинового хряща на суставных поверхностях. Одной из основных функций этого хряща, по Лесгафту [16], является сопротивление толчкам и сотрясениям. Все же эти приспособления конечностей не всегда могут полностью обезвредить действие резкого толчка на позвоночный столб. Поэтому у животных, передвигающихся прыжками, возник специальный орган, противодействующий толчкам и сотрясениям.

В последней стадии прыжка крыса падает на передние конечности (рис. 3). Сильный толчок обусловливает возникновение реактивной

силы (рис. 3, *а*), которая стремится изогнуть позвоночник. Эта сила, по-видимому, наиболее активное действие проявляет в области второго грудного позвонка. В этот же момент вступают в действие еще две силы, стремящиеся изогнуть позвоночник в области второго грудного отростка. Обе эти силы прямо пропорциональны скорости падения во время приземления и прямо пропорциональны: первая — массе части тела, находящейся спереди второго грудного позвонка (рис. 3, *б*), вторая — массе тела, расположенной сзади него (рис. 3, *в*). Все эти три силы стремятся изогнуть позвоночник в области второго грудного позвонка.

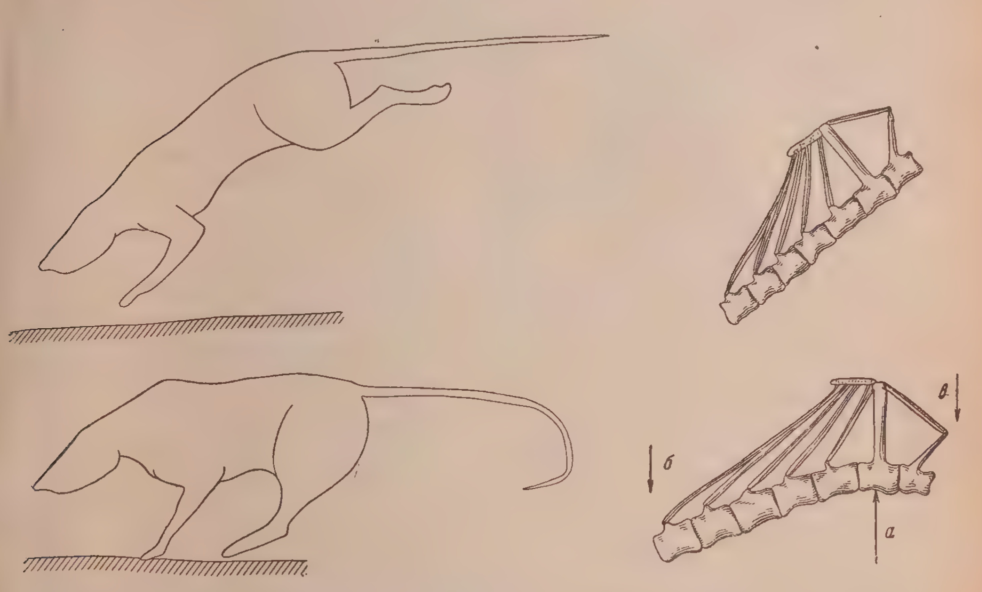


Рис. 3. Схема действия сгорбливающих сил при прыжке в момент приземления

а — реактивная сила; *б* и *в* — силы, равные произведению скорости на массу части тела до второго грудного позвонка (*б*) и после второго грудного позвонка (*в*)

Наиболее сильно проявляется действие всех этих трех сил на первые звенья, расположенные около второго грудного позвонка, а именно на сустав между вторым и первым грудными позвонками, а также на сустав между вторым и третьим грудными позвонками. В каудальную сторону вредное действие толчка ослабляется надостистой связкой, длина которой позволяет выдерживать большое напряжение. Соединительнотканные волокна имеют определенный коэффициент упругости, и чем они длиннее, тем в большей степени может происходить их удлинение без нарушения целости волокон. Таким образом, напряжение надостистой связки прямо пропорционально расстоянию между верхушками остистых отростков соседних позвонков при одинаковом угле флексии позвоночника. Вследствие этого в местах наиболее резкой флексии позвоночника остистые отростки при росте отклоняются друг от друга. Такое явление отмечается не только в области органа амортизации некоторых грызунов, но и в других областях позвоночника, где он может особенно резко изгибаться, как, например, между крестцом и последним поясничным позвонком многих млекопитающих (особенно прыгающих — тушканчики, кенгуру, сумчатые барсуки и т. п.) (рис. 4).

В краниальном направлении сотрясение передается на органы центральной нервной системы, поэтому в этом направлении наблюдается более совершенное приспособление для уменьшения толчков и сотрясений. Сустав между верхушкой остистого отростка и треугольной пластинкой

играет роль тугой пружины. Ряд соединительнотканных тяжей, которые начинаются на треугольной пластинке и оканчиваются на остистых отростках первого грудного и последних шейных позвонков, при сгорбливании позвоночника последовательно натягиваются. Особенно резкое сгорбливание — флексия (дорзальная) наблюдается между первым и вторым грудными позвонками. Эта флексия может быть настолько резкой, что появляется опасность нарушения целости сустава, что приводит к разным вспомогательным образованиям, уменьшающим резкость сгибания. К ним относятся: надостистая связка, которая начинается непосредственно от верхушки остистого отростка второго грудного позвонка, и сухожилья m. spinalis. Вторым звеном является сустав между первым грудным и последним шейным позвонками.

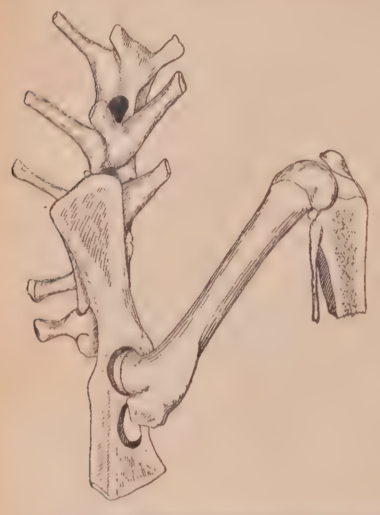


Рис. 4. Остистые отростки области поясницы и крестца сумчатого барсука

Соединительнотканный тяж к остистому отростку седьмого шейного позвонка начинается почти от середины треугольной пластинки; тем самым увеличивается колебание тугой пружины при флексии, что еще более смягчает действие резкого толчка. Еще в большей степени это ослабление толчка проявляется в следующих звеньях (сустав между седьмым шейным и шестым шейным позвонками, сустав между шестым шейным и пятым шейным позвонками и т. д.). Это приспособление ведет к мягкому плавному опусканию и подыманию головы при прыжках.

Измерение костной основы органа амортизации нескольких видов грызунов показывает на несомненное его значение для животных (табл. 1).

Таблица 1

Измерения костной основы органа амортизации

Вид животного	Возраст	Высота остистого отростка грудных позвонков			Отношение высоты остистого отростка второго грудного позвонка к линейному весу	Число измерений
		первого	второго	третьего		
Rattus norvegicus . . .	Стар.	1,9±0,10	7,7±0,26	4,8±1,22	1,21±0,03	5
„ „ . . .	Перех.	0,9±0,23	5,7±0,65	3,7±0,63	1,07±0,04	4
„ „ . . .	Молод.	0,8±0,12	3,3±0,62	1,8±0,21	0,88±0,09	4
Meriones persicus . . .	Стар.	0,9±0,22	5,2±0,33	2,4±0,39	1,06±0,05	32
„ „ . . .	Перех.	1,0±0,17	4,2±0,28	2,2±0,20	0,96±0,07	16
„ „ . . .	Молод.	0,8±0,14	2,6±0,49	1,5±0,26	0,70±0,09	12
Meriones blackleri . . .	Стар.	0,9±0,12	4,9±0,33	2,8±0,32	1,00±0,05	5
„ „ . . .	Перех.	0,7±0,10	3,5±0,32	1,8±0,22	0,91±0,05	9
„ „ . . .	Молод.	1,0±0,15	2,6±0,06	1,0±0,15	0,76±0,04	3
Cricetulus migratorius .	Стар.	0,7±0,18	3,7±0,47	2,1±0,33	1,10±0,11	13
„ „ .	Перех.	0,6±0,18	2,6±0,15	1,6±0,21	0,90±0,06	6
„ „ .	Молод.	0,5	1,5	1,0	0,58	1
						100

В табл. 1 видно абсолютное и относительное увеличение остистого отростка второго грудного позвонка в онтогенезе всех приведенных видов грызунов. Так, если у молодых серых крыс его высота равна 3,3, то для старых крыс она равна 7,7. Отношение высоты остистого отростка второго грудного позвонка к линейному весу (т. е. корню кубическому из веса животного) для старых крыс равно 1,21, а для молодых лишь 0,88. То же самое мы видим и для других приведенных в таблице грызунов.

Орган амортизации не у всех видов грызунов так типично развит, как у крыс. У других грызунов треугольная пластинка не является столь высоко специализированной. Треугольная пластинка, по всей вероятности, является гомологом столбиковой части выйной связки. Подтверждением этого могут служить некоторые факты. Так, например, треугольная пластинка у песчанок (рис. 5) состоит из плотной соединительной ткани в

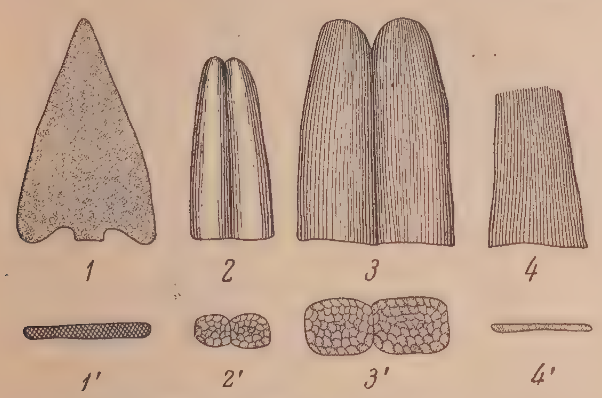


Рис. 5. Треугольная пластинка органа амортизации и ее поперечный разрез

1 и *1'* — у Rattus norvegicus (старого); *2* и *2'* — у Rattus norvegicus (молодого); *3* и *3'* — у Meriones persicus (старого); *4* и *4'* — у Cricetulus migratorius (старого)

виде двух усеченных конусов. К старости она превращается в фиброзный хрящ. Треугольная пластинка песчанок соединяется с верхушкой остистого отростка второго грудного позвонка без сустава. У молодых крыс (рис. 5, *2*) треугольная пластинка напоминает по строению и прикреплению к остистому отростку таковую взрослых песчанок и только к старости она сплошь окостеневает. У хомячков Cricetulus migratorius Pall. (рис. 5, *4*) треугольная пластинка является тонким фиброзным образованием, не имеющим оформленных контуров.

В процессе эволюции возникновение пружинной холки в разных семействах грызунов, по всей вероятности, происходило конвергентно, в связи с переходом части грызунов к прыгающему способу передвижения, с падением на передние конечности во время последней стадии прыжка. Для подтверждения этого можно привести следующие факты: хомяк Mesocricetus auratus Waterh, и хомячок Cricetulus migratorius — два представителя семейства Cricetidae; второй из них более проворный, часто передвигается прыжками, и у него появляется орган амортизации. Правда, у хомячка этот орган находится на стадии возникновения, о чем говорят его несовершенная треугольная пластинка, не вертикально стоящий остистый отросток (рис. 6) и т. д. Трудно представить себе, чтобы у хомячка и крысы возникновение пружинной холки было не конвергентным. Тем более это трудно представить для нутрии Myopotamus coypus и Neotoma (Hill [8]) и др. (табл. 2).

Таблица 2

Строение передней части грудного отдела позвоночника

Вид животного	Наличие		Число исслед. экземпляров
	холки	органа амортизации	
Sciurus vulgaris L.	+	—	2
Sciurus persicus Erxl.	+	—	4
Citellus xanthoprymnus Benn.	+	—	13
Spermophilopsis leptodactylus Licht.	+	—	1
Marmota bobac Müller	+	—	1
Pteromys volans L.	—	—	1
Histrix hirsutirostris Brandt	+	—	1
Glis glis L.	+	—	21
Diromys nitedula Pall.	+	—	2
Allactaga williamsi Thos.	—	—	3
Allactaga elater Licht.	—	—	1
Rattus norvegicus Berk.	—	+	18
Mus musculus L.	—	+	11
Apodemus silvaticus L.	—	+	27
Cricetulus migratorius Pall.	—	+	24
Mesocricetus auratus Waterh.	+	—	8
Microtus arvalis Pall.	—	—	3
Arvicola terrestris L.	—	—	4
Ellobius lutescens Thom.	—	—	21
Myospalax myospalax Laxm.	+	—	1
Meriones persicus Blanf.	—	+	58
Meriones blackleri Thom.	—	+	21
Meriones vinogradovi Heptner	—	+	6
Salax leucodon Nordm.	+	—	29
Pallasiomys erythrourus Gray	—	+	1
Spalax microphtalmus Gueld.	+	—	1
Myopotamus coypus Mol.	—	+	4
Итого	12	9	287

Рассмотренная ваше функция пружинной холки возможна лишь при том условии, если действительно разгибание концентрируется именно в области второго грудного позвонка. Доказательством этого факта могут служить следующие соображения. Кость обычно растет по направлению линий сжатия и растяжения (Лесгафт [6], Ковешникова [4], Лебедкина [5]), чередование этих двух явлений приводит к росту кости. Этим объясняется рост остистых отростков холки, служащих, по Бровару, балками сжатия в фермах, этим можно объяснить рост ости лопатки у млекопитающих, которая расположена по линии сжатия. Этим же самым объясняется отсутствие ости у китов, лопатка которых не играет опорной роли. При резкой флексии позвоночника остистый отросток второго грудного позвонка испытывает большое сжатие, так как он является частью фермы, а именно балкой сжатия, и если флексия особенно сильно выражается в какой-либо точке позвоночного столба, то именно в этом отделе должно происходить особенно сильное разрастание остистого отростка, что мы и наблюдаем по отношению к остистому отростку второго грудного позвонка. Поэтому у грызунов, которые не прыгают и у которых флексия позвоночника распределяется более равномерно, как то: суслики, слепцы, покора и др.,— наблюдается постепенное увеличение и уменьшение величин остистых отростков. Постепенное увеличение и уменьшение остистых отростков других млекопитающих, имеющих настоящую холку (заяц, лошадь, корова и др.), вероятно, объясняется более совершенными пружинными свойствами конечностей, которые передают при прыжках сглаженное флексирующее влияние на позвоночник. Место флексии позвоночника у них занимает

более обширную площадь, что приводит к возникновению органа жесткости — холки. Отсутствие холки у многих млекопитающих (крот, еж, водяная крыса, слепушонка) связано или с необходимостью большой

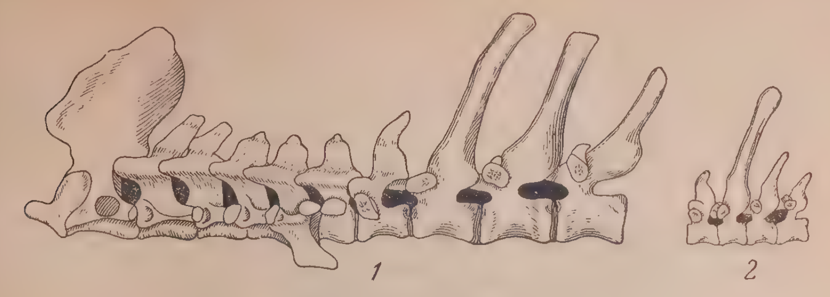


Рис. 6. Костная основа:

1 — холки хомяка Mesocricetus auratus; *2* — органа амортизации серого хомячка Cricetulus migratorius

флексии (еж), при которой всякие остистые отростки мешали бы свертыванию, или с отсутствием реактивной силы (крот).

Выводы

1. У некоторых грызунов встречается сильное развитие остистого отростка второго грудного позвонка, при слабом развитии остистых отростков предыдущих и последующих позвонков.

2. Попытка объяснения этого явления привела к выявлению нового органа, названного «органом амортизации».

3. Орган амортизации состоит из следующих частей: а) остистого отростка второго грудного позвонка; б) треугольной пластинки; в) ряда сухожильных тяжей, начинающихся на треугольной пластинке и оканчивающихся на остистых отростках первого грудного и предыдущего позвонков; г) надостистой связки; д) пучков m. semispinalis, оканчивающихся на основании треугольной пластинки.

4. Орган амортизации служит для смягчения сотрясений позвоночного столба в последней стадии прыжка, при падении на передние конечности.

5. В разных семействах грызунов орган амортизации возник конвергентно в связи с переходом к прыгающему передвижению, с падением на передние конечности.

6. Орган амортизации возник у грызунов, у которых несовершенны рессорные приспособления конечностей и резкая флексия возникает в одной какой-либо части позвоночника.

7. Обычно резкая флексия у этих грызунов концентрируется в области второго грудного позвонка, поэтому именно здесь и возникает орган амортизации.

Литература

1. Бровар В. Я., Биомеханика холки (в связи с вопросом о роли остистых отростков у позвоночных), Тр. Моск. зоотехн. ин-та, т. II, 1935.— 2. Бровар В. Я., К анализу соотношений между весом головы и длиной остистых отростков грудных позвонков, Арх. анат., гист. и эмбр., т. XXIV, № 1, 1940 — 3. Касьяненко В. Г., Аппарат движения и опоры лошади, Киев, 1947.— 4. Ковешникова А. К., Изменение формы лопатки животных в связи с переходом от горизонтального положения на четырех к вертикальному положению на двух конечностях, Изв. Науч. ин-та им. Лесгафта, т. XIV, вып. 1 и 2, 1928.— 5. Лебедкина Н. С., Морфофункциональный анализ черепа зайцев и полевок, дисс., М., 1949.— 6. Лесгафт П. Ф., Основы теоретической анатомии, т. I, изд. 2-е, СПб., 1905.— 7. Манзий С. Ф., Сравнительно-анатомический и функциональный анализ кисти млекопитающих (насекомоядные, хищные, грызуны), автореф. дисс., Киев, 1949.— 8. Hill J. E., Morphology of the pocket gopher mammalian genus Thomomys, Univ. Caliph. Publ. in Zool., vol. 42, No. 2, 1937.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 2

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ В ПИТАНИИ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ ЕЕ ЖЕВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА

П. Б. ЮРГЕНСОН

Центральный лесной госзаповедник

Лесная куница — типичный представитель наземных мелких хищников-полифагов, образующих род Martes в семействе Mustelidae. Обширный ареал этого вида (Martes martes L.), простирающийся от северного предела лесной растительности до буковых лесов Аджарии, охватывает значительное разнообразие ландшафтно-географических и растительных зон. Состав пищи — это определенный набор пищевых компонентов и соотношений их удельного веса в питании. Он представляет собой прямое следствие среды обитания данной популяции вида. Поэтому, в пределах такого экологически не однородного видового ареала, как у куницы, можно было заранее предполагать наличие целого последовательного ряда аспектов питания.

Предмет нашего исследования составляют: 1) рассмотрение географической изменчивости аспектов питания лесной куницы; 2) исследование географической изменчивости эколого-морфологических адатпаций жевательного аппарата, тесно связанных с географической изменчивостью аспектов питания.

В моем распоряжении было всего 2751 данное по питанию исследуемого вида. Своеобразные условия подзоны редкостойных приполярных лесов Кольского полуострова отражены в 587 данных, собранных О. Семеновым Тянь-шанским и А. А. Насимовичем в Лапландском заповеднике (1930—1940 гг.). Они характеризуют весь годичный цикл питания (Насимович [3]).

Северная и средняя подзоны зоны хвойных лесов (таежной) представлены в 593 данных, собранных в Печоро-Илычском заповеднике и исследованных Е. Н. Тепловой и мною. Этот материал характеризует шесть бесснежных и семь снежных сезонов за период 1937/38—1943/44 годы.

Южная подзона этой же зоны и подзона хвойно-широколиственных лесов, а также зона смешанных лесов представлены 220 данными из моих сборов в подмосковных районах, в Центральном лесном заповеднике (Великолукская область) и на севере Горьковской области (Юргенсон [6]) и сборов Волжско-Камской охотничье-промысловой биологической станции (Теплов, Григорьев и др.). Преобладает зимний материал.

Зона широколиственных лесов отражена моими сборами — 151 данное из Жигулей (Куйбышевский заповедник, 1938 г.). Здесь представлен полностью один годичный цикл питания.

Наконец, питание лесной куницы на Кавказе представлено материалом из Кавказского заповедника — всего 1300 данных. Он охватывает весь годичный цикл (Донауров, Теплов, Шикина [2]).

В целом весь материал не вполне однороден — здесь и анализы содержимого желудков, кишечников, анализы экскрементов и «съедей», найденных на следу зверя. Он неравномерно распределен по сезонам и по отдельным подзонам и зонам. Однако, учитывая большую трудоемкость сборов материалов по питанию лесной куницы и возможность устранения его недочетов введением (в своем месте) некоторых коррективов, его можно признать удовлетворительным.

I. Географическая изменчивость аспектов питания лесной куницы

Пищевые компоненты лесной куницы распадаются на две большие группы: корма животного происхождения и корма растительные. По значению следует различать корма 1) ведущие или основные, 2) второстепенные (по С. Северцову, 1941) — викарные и 3) случайные или редкие. Каждой из этих трех групп соответствует известный отрезок шкалы частоты встречаемости: основные корма — 20—100%, второстепенные корма — 5—20% и редкие корма — от 5% и ниже. Деление это не искусственное, а диктуется фактическим материалом. Следует еще различать корма стабильные и изменчивые, с сезонной изменчивостью и между отдельными годами.

Сезонность компонентов, особенно основных, имеет исключительно важное значение в экологии лесной куницы. Не менее важны замещающие компоненты, так как они в немалой мере обусловливают экологическую пластичность вида. Поэтому у лесной куницы (и это основная черта хищника-полифага) не обнаруживается той простейшей взаимной зависимости между хищником и его добычей, как у рыси, ласки, степного хорька и др. Потому же не наблюдается и непосредственной связи периодических колебаний численности лесной куницы с таковыми какого-либо одного даже из числа основных компонентов питания.

Перехожу к сравнительному анализу пищевых компонентов куницы (табл. 1 и 2).

Млекопитающие. Эта группа компонентов повсеместно является ведущей в питании лесной куницы. Колебания процента встречаемости этой группы в годичном цикле — от 48,7 до 83,0, что нельзя полностью относить на счет эколого-географической изменчивости. На Печоре встречаемость млекопитающих по отдельным годам и периодам за 7 лет также дает колебания от 41,0 до 88,0%, в среднем же она равна 63,5%. По жигулевской кунице весь материал относится к одному году (1938) — году массового размножения мышевидных грызунов на Самарской луке. Учитывая это, весьма высокий процент встречаемости в Жигулях млекопитающих (83,0) можно считать крайней плюс-вариантой изменчивости в этой группе, тем более, что он близок к крайней плюс-варианте 7-летнего периода на Печоре (88,0%). Материал по годичному циклу для районов средней полосы недостаточно полон [1]. От Лапландии через бассейн Печоры к Кавказу мы видим постепенное и закономерное убывание процента встречаемости с севера на юг, что следует сопоставить с уменьшением плотоядности и бо́льшим обилием в питании плодов и беспозвоночных.

По периодам года эколого-географическая изменчивость также отражена. Более низкие цифры по Лапландии и Кавказу в снежный период связаны с отсутствием, полным или почти полным, в питании белки. Добывание же мышевидных грызунов затруднено снеговым покровом. На Печоре более высокий процент встречаемости зимой, чем летом, связан именно с белкой — типичным сезонным компонентом снежного периода. Соответственно на Кавказе и в Лапландии в бесснежный период встречаемость выше, чем в снежной. В Жигулях она находится на одном уровне по уже указанной причине.

Мышевидные грызуны. По этой ведущей группе зона хвойных лесов дает в обоих случаях (Лапландия и бассейн Печоры) близкие цифры (34,3 и 34,9%). Более частая встречаемость в зонах, лежащих южнее (Жигули, Кавказ), компенсирует меньшее обилие и даже полное отсутствие таких компонентов питания лесной куницы, как белка, рябчик и другие объекты промысловой фауны. Встречаемость группы мышевидных грызунов здесь для годового цикла в целом значительно выше — 72,6 и 58,3%.

---

[1] Возможно, он отражает годы депрессии по белке и мышевидным грызунам.

Таблица 1

Процент встречаемости отдельных кормов животного происхождения

№ п/п	Пищевые компоненты	Годичный цикл					Снежный период					Бесснежный период			
		Лапландия	Бассейн Печоры	Район средней полосы	Жигули	Кавказ	Лапландия	Бассейн Печоры	Волжско-Камск. край	Жигули	Кавказ	Лапландия	Бассейн Печоры	Жигули	Кавказ
1	Млекопитающие	70,3	63,5	48,7	83,0	62,3	57,6	70,8	84,6	80,5	38,1	93,1	58,9	84,4	70,1
2	Мышевидные грызуны	34,3	34,9	24,7	72,6	58,3	44,4	26,6	52,6	50,0	36,2	87,5	44,5	77,7	65,5
3	Полевки (Microtinae)	34,3	34,9	Свед. нет	65,3	Свед. нет	44,4	26,6	Свед. нет	44,1	Свед. нет	87,5	44,5	74,5	Свед. нет
4	Мыши (Murinae)	—	—	„ „	4,6	7,7	—	—	4,4	2,9	5,6	—	—	5,1	7,9
5	Род Arvicola	1,0	2,6	—	—	—	0,8	—	14,2	—	—	1,4	5,6	—	—
6	« Clethrionomys	22,8	17,9	Свед. нет	60,6	—	14,4	17,6	17,5	37,9	—	37,5	17,8	66,2	—
7	« Microtus	11,5	3,8	„ „	4,6	—	2,0	3,1	14,2	8,8	—	27,8	5,2	3,4	—
8	« Pitymus	—	—	—	—	17,2	—	—	—	—	7,1	—	—	—	20,3
9	« Apodemus	—	—	Свед. нет	4,6	7,7	—	—	4,4	2,9	5,6	—	—	5,1	7,9
10	Лемминги	14,3	—	—	—	—	16,5	—	—	—	—	18,7	—	—	—
11	Сони	—	—	—	7,3	1,0	—	—	—	2,9	0,7	—	—	8,6	1,1
12	Белка	3,3	26,3	11,6	9,3	—	3,7	44,5	16,4	14,7	—	2,8	1,06	7,7	—
13	Бурундук	—	0,5	—	—	—	—	0,6	—	—	—	—	0,4	—	—
14	Зайцы	7,3	0,7	4,9	4,6	0,2	7,0	0,4	1,1	5,8	—	2,8	1,0	4,3	0,2
15	Насекомоядные	4,4	6,7	4,9	—	3,0	4,1	8,8	5,5	—	0,7	4,8	4,6	—	3,7
16	Птицы (в целом)	34,8	30,6	21,5	4,0	18,0	44,0	28,2	36,4	5,8	6,3	19,4	33,5	2,5	22,3
17	Сем. Тетеревиных	23,0	15,7	7,4	—	—	33,3	19,4	22,1	—	—	6,3	12,03	—	—
18	Яйца птиц	6,9	5,7	4,1	—	0,6	9,1	3,6	5,5	—	—	3,5	8,2	—	0,8
19	Гады	2,8	1,7	2,4	0,7	0,1	1,2	0,1	4,4	—	—	5,1	3,07	0,8	0,1
20	Рыба	—	0,2	—	—	—	1,2	—	—	—	—	—	0,4	—	—
21	Насекомые	10,5	10,7	7,4	24,0	39,5	7,8	1,6	7,7	5,8	3,1	15,3	29,0	30,1	49,8
22	Перепончатокрылые	5,8	6,3	Свед. нет	8,0	2,1	3,7	1,6	4,4	5,8	—	9,7	14,9	8,6	2,7
23	Жуки	2,0	3,0	„ „	15,3	34,7	1,2	—	—	—	2,2	3,5	9,8	19,8	44,9
24	Пчелиный мед	—	—	5,7	2,6	0,8	—	—	24,1	—	—	—	—	3,4	1,0

По периодам года во всех зонах и подзонах наблюдается одинаковая картина: процент встречаемости этого компонента в бесснежный период значительно выше, чем в снежный, по причине того, что снеговой покров весьма снижает добычливость. Условия же добывания — фактор более важный, чем обилие в природе.

В видовом составе эколого-географическая изменчивость аспектов питания выражена очень выпукло. Мы видим повсюду географический викариат пищевых компонентов. Для зоны хвойных лесов в целом типично преобладание полевок рода Clethrionomys, в особенности красной полевки. Для Лапландии эндемичен норвежский лемминг, который, вместе с лесным леммингом, дает в годовом цикле 14,3% встречаемости. На Печоре преобладает красная полевка; красно-серая и рыжая полевка имеют меньшее значение. В районах средней полосы преобладает рыжая полевка, а красная и красно-серая полевки исчезают. От Волжско-Камского края (Татария) и южнее (Жигули, Кавказ) появляются и лесные мыши, но процент встречаемости их всюду невысок (не более 7,7%), так как добычливость их для лесной куницы значительно ниже, чем по полевкам. В зоне широколиственных лесов (Жигули) продолжает преобладать рыжая полевка. Для Кавказа в питании лесной куницы эндемична кустарниковая полевка — Pitymus major,— типичный компонент бесснежного периода (20,3%). В отдельных лесных ущельях черноморского побережья основным компонентом (Сатунин, 1915) являются лесные мыши, за отсутствием других, более доступных видов; в других местах удельный вес их возрастает лишь в годы массового размножения. Такой же викариат наблюдается и у видов рода Microtus. В зоне хвойных лесов это — полевка-экономка и темная полевка. В зоне широколиственных лесов они замещаются обыкновенной полевкой — Microtus arvalis, что имеет место также в Татарии и Башкирии (снежный период). В Жигулях и на Кавказе отсутствует водяная крыса. Встречаемость по отдельным родам на Печоре ниже, чем в Лапландии, лишь за счет встречаемости полевок, не определенных до рода и вида [2].

Белка. В питании лесной куницы белка типичный сезонный компонент зимнего периода. Однако данные табл. 1 показывают, что это явление далеко не повсеместное, даже в приложении только к зимнему периоду. В условиях своеобразных редкостойных лесов Лапландии, где белка немногочисленна, а куница не имеет возможности преследовать ее «грядой», не спускаясь на землю, встречаемость ее достигает лишь 3,3% в годичном цикле. Колебания по сезонам здесь невелики, поскольку белка всегда редкий, случайный компонент питания. Наиболее велика встречаемость и значение белки в питании чисто таежной лесной куницы Печоры — 26,3% в годичном цикле. Колебания встречаемости ее по отдельным годам и сезонам очень велики: от 0 до 69,8%. В снежный период белка здесь один из ведущих, стабильных кормов; ее встречаемость в этом периоде за семь сезонов не падала никогда ниже 21,8%. В бесснежный же период она здесь ничтожна: от 0 до 2,8%.

Встречаемость белки падает плавно и закономерно в направлении с севера на юг. Для районов средней полосы (зона смешанных лесов) встречаемость ее равна 11,6%, для Жигулей (зона широколиственных лесов) — 9,3%. На Кавказе же, где белка отсутствует, встречаемость падает до нуля. Это третья отмечаемая нами эколого-географическая закономерность, определяющая аспекты питания лесной куницы.

Заяц-беляк. Наивысший процент встречаемости зайца-беляка (7,3) отмечен в питании лапландской куницы. Здесь она для этого достаточно крупный наземный (по способу добывания пищи) хищник, в питании которого к тому же удельный вес белки незначителен. В пи-

[2] Соотношение встречаемости отдельных видов в некоторые годы меняется, оно стабильно не иначе, как в среднем многолетнем выражении.

тании лесной куницы на Печоре беляк в среднем выводе для годичного цикла за 7 лет дает лишь 0,72% (т. е. в 10 раз меньше, чем в Лапландии). Если в Лапландии заяц компонент преимущественно снежного периода (7,0 и 2,8%), то на Печоре он чаще встречается в бесснежном периоде (0,4 и 1,0%). При этом за 7 лет лишь один раз (бесснежный период 1941 г.) встречаемость его поднялась до 3,7%. В лесах бассейна Печоры, да и вообще в таежной зоне, заяц-беляк дает очень сильные и многолетние депрессии численности, что, повидимому, является основной причиной его редкой встречаемости в период обследования.

Смешанные леса районов средней полосы и широколиственные леса Самарской луки (Жигули) много богаче зайцем-беляком, а численность его более стабильна. Отсюда его встречаемость в районах средней полосы возрастает вновь до 4,9%, а на Самарской луке — до 4,6% [3]. В средней полосе среди самцов куниц есть даже отдельные особи, специализировавшиеся на добывании зайца.

Таким образом, здесь полностью отражено влияние эколого-географических факторов на обилие зайца-беляка, что и находит свое отражение в географических аспектах питания куницы.

Сони. Сони, как зимоспящие грызуны,— сезонные компоненты, в основном для бесснежного периода. Встречаются они и в питании снежного периода (Жигули), но в единичных случаях. Орешниковая соня и садовая соня до сих пор в питании лесной куницы не найдены. Нахождение сони в питании лесной куницы в Жигулях и на Кавказе тесно связано с тем, что оба пункта сбора материала лежат внутри ареала распространения этих последних. В Жигулях соня-полчок значительно менее обильна, чем на Кавказе, однако она встречается здесь как пищевой компонент чаще (7,3 и 1,0% для бесснежного периода). Это объясняется тем, что соня-полчок, как и куница, принадлежит к сумеречно-ночным животным; поэтому добывать ее кунице нелегко, а при обилии другой пищи и невыгодно. Поэтому и летяга с ее сумеречно-ночной активностью не встречена в питании лесной куницы и встречается в питании нередко активного днем соболя (настигает на дневке).

Ассортимент кормов и обилие их на западном Кавказе значительно выше, чем в Жигулях, поэтому в Жигулях встречаемость сонь в 7 раз выше, чем на Кавказе, т. е. обратно пропорциональна обилию сонь в природе и общему бонитету угодий.

Таким образом, и этот пищевой компонент тесно зависит от эколого-географических факторов, определяющих само распространение и обилие сонь, а также и бонитет угодий для куницы.

Насекомоядные. В эту группу входят различные виды землероек-бурозубок и кроты. Зона хвойных лесов (таежная) дает по этой группе более высокую встречаемость (6,7%), чем районы средней полосы, редкостойные леса Лапландии (4,9 и 4,4%) и Кавказ (3%). В питании жигулевской куницы землеройки вовсе не встречены. Это может быть сопоставлено с депрессией их численности в 1938 г. Однако в питании барсука за тот же год они были все же найдены, правда, в небольшом числе случаев (1,7%).

Крот в районах средней полосы в питании лесной куницы встречается регулярно, но в небольшом числе случаев. Высокий процент (27,8) его встречаемости в бассейне Печоры в зиму 1937/38 г. объясняется массовой гибелью его вследствие промерзания почвы в эти исключительно малоснежную зиму.

Более высокий процент встречаемости землероек в таежной зоне может быть объяснен двумя причинами: 1) в сырых, таежных лесах эти зверьки встречаются в большем обилии, чем к югу и северу от этой зоны; 2) в таежной зоне, в силу меньшей кормности таежных лесов и рез-

[3] Здесь он, так же как и в Лапландии, дает более высокую встречаемость в снежный период (5,8 и 4,3%).

ких колебаний урожайности основных кормов, землеройки чаще употребляются в пищу лесной куницей как менее предпочитаемая пища, пища по нужде.

В целом мы видим закономерное снижение встречаемости этого пищевого компонента в направлении к северу и к югу от зоны северной и средней тайги, как центра частоты встречаемости.

Птицы. Из данных табл. 1 видно, что процент общей встречаемости птиц в питании лесной куницы закономерно падает с севера на юг. То, что минимум падает не на Кавказ, а на Жигули, может быть и случайным явлением, так как наш материал освещает лишь один годичный цикл питания, равномерно для всех сезонов, чего нет в других сериях. Следующая строка таблицы — «Тетеревиные» — показывает, что это географически закономерное падение встречаемости происходит по причине падения встречаемости такого важного для куницы компонента, как боровая птица. Здесь также имеется убывающий ряд от Лапландии до Жигулей и Кавказа.

Глухарь, тетерев и рябчик в лесах Самарской луки встречаются вообще в достаточном количестве. Поэтому отсутствие их в питании куницы в 1938 г., при низком уровне общей встречаемости птиц (4%), нужно считать особенностью данного года. В лесном поясе гор Кавказа представители тетеревиных отсутствуют. То, что наивысший процент встречаемости боровой птицы (а отсюда и общей встречаемости птиц) падает на питание лапландской лесной куницы, зависит не только от высокой плотности и встречаемости ее в природе. Не менее существенно, что в Лапландии боровая птица компенсирует низкую встречаемость белки в питании лесной куницы. К тому же крупные размеры местной расы M. m. martes позволяют ей легко овладевать глухарем, дающим здесь 25,5% встречаемости в группе «Тетеревиные». На втором месте стоит белая куропатка — 4,9%.

В более южных подзонах тайги и в зоне смешанных лесов дело обстоит иначе. Так, на Печоре первое место занимает рябчик — 11,6%, глухарь же дает лишь 1,7%. Дело в том, что здесь глухарь населяет, в основном, боровой район, где куница в годы сбора материала была редка. В темнохвойной тайге предгорий и гор Уральского хребта глухаря много меньше и господствует рябчик. Более низкая встречаемость в питании печорской куницы глухаря определяется и более мелкими размерами куниц северной, средне-русской и печорской рас — M. m. borealis, M. m. ruthena и M. m. sabaneevi (Юргенсон [7]).

В большинстве случаев птицы (в целом) встречаются в питании лесной куницы снежного периода в 2—3 раз чаще, чем в бесснежный период. Исключение составляет Печорский заповедник — северная и средняя подзоны тайги, где она распределена равномерно по сезонам (28,2 и 33,5%). Встречаемость боровой птицы здесь, как и в Лапландии, много выше в снежный период (19,4 и 12,0%). Отсюда ясно, что это происходит за счет мелких птиц. По годам и сезонам колебания встречаемости птиц в целом значительны — от 9,4 до 55,6%: по боровой птице — от 2,5 до 50%, по мелким птицам — от 0 до 29,6%, по яйцам птиц — от 0 до 17,1%. За 7 лет боровая птица попадала здесь в группу основных кормов зимой 3 раза (1937/38, 1938/39, 1941/42 гг.), в летне-осенний период дважды (в 1943 и 1944 гг.).

Яйца птиц. Процент встречаемости птичьих яиц в годичном цикле питания вполне закономерно снижается в направлении с севера на юг. По сезонам картина нарушается тем, что в Лапландии максимум встреч падает на снежный период, на Печоре — на бесснежный. Отчасти это зависит от большей продолжительности снежного периода в первом районе.

То, что процент встречаемости наиболее высок в таежной зоне, хорошо согласуется с теорией, выдвинутой для Лапландии О. Семеновым

Тянь-шанским [4]. Согласно этой теории, куница поедает тухлые яйца из кладок, погибших весной от переохлаждения (вымерзших). Находки яиц часто отмечаются осенью и зимой и явно не могут относиться за счет свежих кладок. По данным А. А. Насимовича [3], наивысшая встречаемость яиц птиц в Лапландском заповеднике была в тот год, когда весной вымерзло наибольшее количество кладок белой куропатки. Вообще же, наиболее часто, по его словам, в питании куницы встречаются яйца глухаря.

В моем материале по питанию печорской куницы встречаемость яиц была всегда выше в бесснежный период (9,9 и 3,6%). В зимнем питании наивысшую встречаемость — 11,7% — дает сезон 1939/40 г. Это был следующий сезон после значительной депрессии численности глухаря в 1938/39 г. в результате гибели кладок. В условиях же Печорской тайги основной фактор, регулирующий численность боровой птицы, это весеннее вымерзание кладок. Для рябчика это доказал С. С. Донауров [2], для глухаря — В. П. Теплов (1947).

Из приведенных данных видно, что рост встречаемости яиц птиц в питании лесной куницы здесь обратно пропорционален обилию в природе боровой птицы и связан с массовой гибелью кладок весной. К югу кладки вымерзают реже, поэтому и встречаемость ниже.

Таким образом, встречаемости птиц в целом, тетеревиных и яиц птиц также подчиняется в питании лесной куницы географической закономерности и этим определяет эколого-географические аспекты ее питания.

Беспозвоночные. Данная пищевая группа в основном представлена насекомыми. Это компоненты по преимуществу бесснежного периода. Общий процент встречаемости в годичном цикле закономерно возрастает с севера на юг. Данные по районам средней полосы здесь нужно исключить, так как бесснежный период в них недостаточно представлен. В бесснежный период наблюдается та же закономерность, что и для годичного цикла. На Кавказе встречаемость наиболее высока — 49,8% против 15,3% в Лапландии.

В зоне хвойных лесов в питании куницы преобладают перепончатокрылые, главным образом шмели и осы. То же, но в меньшей мере, с включением еще и пчел, наблюдается в районах средней полосы. В зоне же широколиственных лесов и на Кавказе, безусловно преобладают жуки. Данные по питанию лесной куницы пчелиным медом по ряду причин в нашем материале несомненно занижены, что не дает возможности судить о действительном удельном весе этого компонента. Он, безусловно, отсутствует в зоне тайги. Опять мы видим бесспорную географическую закономерность в распределении встречаемости и в наборе видов, составляющих пищевой ассортимент.

Растения. Этот групповой компонент в годичном цикле питания у лесной куницы везде принадлежит к основным кормам (табл. 2). По отдельным эколого-географическим аспектам он дает небольшие различия: от 22,6 до 25,8%. Никакой географической закономерности здесь нет. Напомню, что 22,6% дают Жигули, где материал относится к одному годичному циклу. Без этого диапазон изменчивости был бы еще меньше. Отдельные годы могут давать резкие колебания, так как растения — нестабильные компоненты питания: в бассейне Печоры за 7 лет мы имеем колебания встречаемости от 9 до 72%, на Кавказе летом 1935 г. — 4,2%, летом 1936 г. — 0,7%. Это зависит от величины урожайности кормов и от соотношения их обилия с обилием и доступностью других кормов (избирательность).

В распределении встречаемости растительных компонентов по сезонам уже имеется определенная географическая закономерность. Для бесснежного периода более высокий процент встречаемости (19,4 и 21,0) дают подзоны зоны хвойных лесов (тайги), а более низкий (14,6 и 14,8) — лежащие к югу зоны (Жигули, Кавказ). Для снежного периода,

Таблица 2

Процент встречаемости отдельных кормов растительного происхождения

№ п/п	Пищевые компоненты	Годичный цикл				Бесснежный период				Снежный период			
		Лапландия	Бассейн Печоры	Жигули	Кавказ	Лапландия	Бассейн Печоры	Жигули	Кавказ	Лапландия	Бассейн Печоры	Жигули	Кавказ
1	Растительная пища	23,9	25,5	22,6	25,8	19,4	21,0	14,6	14,8	16,9	28,9	50,0	65,6
2	Плоды и ягоды	17,5	11,6	21,3	25,8	19,4	21,0	12,8	14,8	16,9	7,5	50,0	65,6
3	Орехи кедра	—	18,2	—	—	—	12,5	—	—	—	23,6	—	—
4	Орехи лещины	—	—	1,3	—	—	—	1,7	—	—	—	—	—
5	Яблоки	—	—	4,6	0,1	—	—	5,1	—	—	—	2,9	0,3
6	Груши	—	—	—	0,9	—	—	—	—	—	—	—	2,2
7	Рябина	3,8	4,4	16,0	13,7	0,7	—	6,0	6,0	6,2	7,5	47,0	41,5
8	Черемуха	—	1,8	0,7	—	—	—	0,8	—	—	0,6	—	—
9	Черешня	—	—	—	1,2	—	—	—	1,9	—	—	—	2,2
10	Малина	—	0,7	—	2,5	—	1,7	—	3,3	—	—	—	—
11	Ежевика	—	—	—	1,5	—	—	—	1,9	—	—	—	—
12	Морошка	0,3	—	—	—	0,7	—	—	—	—	—	—	—
13	Шиповник	—	—	0,7	0,9	—	—	0,8	0,6	—	—	—	2,2
14	Земляника	—	—	0,7	0,1	—	—	—	0,1	—	—	—	—
15	Смородина	—	—	—	0,2	—	—	—	0,2	—	—	—	—
16	Алыча	—	—	—	0,1	—	—	—	0,1	—	—	—	—
17	Кизил	—	—	—	0,7	—	—	—	0,8	—	—	—	—
18	Лавровишня	—	—	—	0,1	—	—	—	0,1	—	—	—	—
19	Крушина	—	—	—	2,6	—	—	—	0,1	—	—	—	—
20	Кавказская черника	—	—	—	—	—	—	—	0,2	—	—	—	11,3
21	Черника	5,9	8,0	—	—	10,4	19,8	—	—	3,3	0,7	—	—
22	Брусника	1,0	0,3	—	—	1,4	0,7	—	—	0,8	—	—	—
23	Голубика	4,9	—	—	—	2,8	—	—	—	5,8	—	—	—
24	Водяника	9,2	—	—	—	12,5	—	—	—	7,4	—	—	—
25	Тисс	—	—	—	2,4	—	—	—	0,3	—	—	—	10,1
26	Можжевельник	0,2	—	—	—	—	—	—	—	0,4	—	—	—

напротив, эти последние дают очень высокий процент встречаемости (50,0—65,6), а зона хвойных лесов меньший (16,9 и 28,9). Замечу, что в южных зонах различия между сезонами гораздо более резки.

Следующая строка табл. 2 — «Плоды и ягоды» — дает почти параллельные цифры. Исключение составляет бассейн Печоры, где значительный процент встречаемости (18,2) падает на кедровые орехи. Орехи лещины встречены были только в питании жигулевской куницы, и то в небольшом проценте (1,3). В отдельные «урожайные» годы этот процент здесь может возрастать, и значительно. Несомненно, что кедровый орех одновременно и эндемичный компонент питания куницы бассейна Печоры и Уральского хребта.

По подсчетам Донаурова, Теплова и Шикиной [2], в Кавказском заповеднике имеется 35 растений, плодами которых могла бы питаться куница, а использует она лишь 15 из них. При этом встречаемость от 0,9% и выше дают лишь восемь видов, а существенное значение имеют лишь три — рябина, кавказская черника и плоды тисса. В Жигулях я насчитал 13 видов, из которых куница использует шесть видов; встречаемость более 0,9% дают лишь три вида: рябина, яблоня и орехи лещины. В Печорском заповеднике из 15 видов куницей используются шесть; встречаемость более 0,9% имеют пять из них. В Лапландском заповеднике из 13 видов используется семь, из которых встречаемость выше 0,9% дают пять видов.

Процент видов, используемых куницей, падает с севера на юг: Лапландия — 38,4%, Печора — 33,3%, Жигули — 23,0%, Кавказ — 22,8%; в абсолютном же выражении используются по пяти видов в Лапландии

и на Печоре, три вида для Жигулей и восемь видов на Кавказе. Таким образом, процент используемости зависит от обилия пригодных в пищу видов (их урожайности и сезонности тоже и в неменьшей мере) и обеспеченности в целом растительными компонентами, в меру физиологической потребности организма хищника-полифага. Нельзя не учитывать годовую и сезонную обеспеченность животной пищей, так как растительные компоненты иногда замещают ее у куницы по нужде.

Все плоды и ягоды используются в зависимости от сроков их плодоношения, периода доступности их для куницы и длительности последнего. Имеют значение также периоды, когда у куницы возрастает потребность в растительной пище или же увеличивается недостача животных кормов. Выбор зависит и от качества плодов. Так водяника — Empetrum nigrum — произрастает обильно и в Лапландии, и на Печоре, но в первом случае она дает в пище куницы 9,2% встречаемости, а во втором — 0. Голубика (гонобобель) также дает соответственно 4,9 и 0% встречаемости; брусника же дает одинаково низкий процент. Все это тоже формирует определенные аспекты питания. Такие плоды, как морошка, земляника, малина, плодоносят недолго и в такой период года (в тайге — август), когда куница вообще хорошо обеспечена разнообразными кормами. Иногда может иметь место разрыв между стацией куницы и местом произрастания плодов. Так, в Жигулях ежевика растет в обилии на островах Волги, где куниц нет.

Наибольшее количество эндемичных компонентов свойственно кавказской кунице: плоды тисса, кавказской черники, алыча, кизил, лавровишня. Яблоки и груши свойственны как зоне широколиственных лесов в целом, так и Кавказу; плоды можжевельника, водяника — только Лапландии и т. д. Рябина встречается в питании куниц всюду. Это, в основном, компонент снежного периода, так как она созревает поздно и охотно поедается только после заморозков. Как видно из табл. 2, встречаемость ее в южных зонах, и для годичного цикла, и по сезонам, много выше, чем в подзонах тайги. Рябина доступна и при глубоком снеге: чем выше снеговой покров, тем ближе к поверхности снега находятся кроны деревьев, склоняющиеся к тому же под тяжестью снеговой нависи.

Перейдем теперь к местным аспектам растительных компонентов. В Лапландии первые три места по встречаемости занимают водяника, черника, голубика — таежные растения почвенного покрова, на Печоре — орехи сибирского кедра, черника, рябина. Все они нестабильны и дают колебания (по данным автора): рябина — от 0 до 22,3%, орехи кедра — от 0 до 64,0%, черника (в бесснежный период) — от 5,7 до 50,0%. В Жигулях первые три места по встречаемости занимают рябина (16%), дикие яблоки, орехи лещины. Для Кавказа прежде всего характерно большое видовое разнообразие (15 видов); первые же три места занимают рябина, кавказская черника и малина; третье место последняя делит с плодами тисса (2,5 и 2,4%).

Необходимо подчеркнуть, что растительные компоненты в целом, даже в годовом цикле, никогда и нигде не выходят из группы ведущих компонентов питания (со встречаемостью не ниже 20%). Наряду с отсутствием географической изменчивости величины встречаемости это лучшее доказательство того, что растительная пища является необходимым элементом питания лесной куницы.

Состав основных, ведущих кормов, их межгодовая и сезонная динамика также являются очень существенными характерными чертами эколого-географических аспектов питания. К сожалению, многолетний материал я имею только по бассейну Печоры (материал Лапландского заповедника также многолетний, но я не имею данных по расчленению его по годам и их сезонам). Поэтому этот вопрос будет рассмотрен мною в другом месте. Здесь же я приведу лишь географическую измен-

чивость укрупненных пищевых групп по средним многолетним (исключение для Жигулей) данным для годичного цикла в целом (табл. 3).

Таблица 3

Средние многолетние показатели географической изменчивости аспектов питания (в %)

Место исследования	Мышевидные грызуны *	Растит. пища	Белка	Боровая птица	Насекомые
Лапландия	34,3	27,6	—	23,0	—
Бассейн Печоры	34,9	25,5	26,3	—	—
Жигули	72,6	22,6	—	—	24,0
Кавказ	58,3	25,8	—	—	39,5

* Кроме Кавказа это всюду, фактически, полевки.

Можно было бы заменить рубрику «Растительная пища» рубрикой «Плоды и ягоды». Но тогда этот компонент выпал бы из группы основных для Печоры, так как там встречаемость делится между плодами и орехами кедра, а это было бы неверно.

Из табл. 3 мы видим, прежде всего, что стабильны, как основные, ведущие компоненты питания, всюду два: мышевидные грызуны (фактически, кроме Кавказа, это полевки) и растительные компоненты в целом. Более трех основных компонентов в среднемноголетних для годичного цикла в целом мы не выделяем. И вот третий-то основной компонент, оказывается, обладает географической изменчивостью (не касаясь вопроса о видовом составе компонентов внутри групп и соотношения их удельного веса в питании для каждого аспекта): для Лапландии это боровая птица, для Печоры — белка, а для южных зон — Жигулей и Кавказа — насекомые.

Если учесть, что для Лапландии типичен и высокий процент зайца-беляка, то мы можем сделать вывод, что здесь куница наиболее плотоядна и чаще чем где-либо охотится на крупные для нее объекты. Плотоядность также выражена у печорской куницы, где второй компонент тоже из группы теплокровных животных — белка. Но объект этот уже не из столь крупных, как глухарь и заяц. Таким образом, в целом более высокая плотоядность есть свойство куниц зоны хвойных лесов (тайги). Зона же широколиственных и хвойно-широколиственных лесов Кавказа вторым компонентом имеет насекомых (главным образом жуков). Следовательно, плотоядность здесь выражена слабее и сильнее выступает полифагия.

II. Внутривидовая адаптивная изменчивость жевательного аппарата

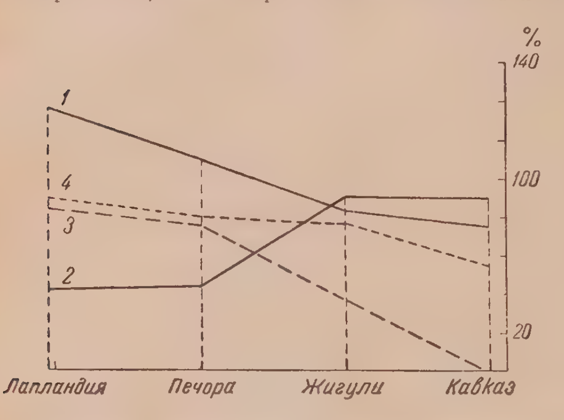
Мы исследовали четыре серии черепов взрослых самцов лесной куницы, принадлежащих четырем различным расам этого вида [4]. Учитывая возрастную и половую однородность материала и то, что индивидуальная изменчивость сброшена со счета перечислением всех измерений в проценты от кондило-базальной длины черепа, величину серий (от 15 до 23 черепов) следует считать вполне достаточной.

Мы сопоставляем всего 18 промеров и индексов, относящихся к зубной системе и пропорциям нижней челюсти. В отношении последней использованы три индекса

[4] Для сравнения привожу промеры единственного мною исследованного экземпляра черепа лесной куницы еще одной южной расы — Martes martes latinorum Bar.-Ham.— с острова Сардиния.

Дюерста (Duerst [8]): 1) отношение высоты Ramus mandibulae (измеряемой на середине длины) к длине нижней челюсти; короткие и мощные челюсти имеют меньшие индексы; 2) отношение расстояния от gonion caudale до заднего края второго коренного зуба (m_2) к той же длине нижней челюсти; этот индекс непосредственно связан с величиной развития жевательной мышцы (musculus masseter) и несколько менее — височной мышцы (m. temporalis); сильные челюсти имеют также меньшие индексы; 3) расстояние (наибольшее) между Rami mandibulae, выраженное в процентах от длины нижней челюсти (в оригинальной методике — в градусах); чем шире они расставлены, тем сильнее хватка челюстей, тем более выражена плотоядность хищника (Крумбигель, Krumbiegel [9]).

Исследованные серии черепов происходят из тех же районов, откуда был взят исследованный материал по питанию. Далее мы увидим, что многие из промеров и индексов образуют такие же последовательные географические ряды в направлении с севера на юг, как и встречаемость компонентов питания (см. рисунок).



1 — суммарная встречаемость млекопитающих, птиц (в целом), их яиц и боровой птицы (индекс плотоядности); *2* — суммарная встречаемость мышевидных грызунов и насекомых (индекс полифагии); *3* — индекс верхнего первого коренного зуба (m^1); *4*—3-й индекс Дюерста

В процессе исследования я отбросил пять из 18 промеров и индексов. По второму индексу Дюерста у меня не оказалось данных по лапландской кунице. Длина клыков и высота верхнего хищнического зуба (pm^4) зависят во многом от постепенной, индивидуальной стираемости их вершин в процессе старения зверя; поэтому пришлось отказаться и от индекса клыков верхней челюсти. Из оставшихся 13 промеров и индексов выделено три: относительная длина нижней челюсти, первый индекс Дюерста и индекс первого нижнего коренного зуба (m_1). Все они не обнаруживают географической последовательности в исследованных сериях. Однако они обнаруживают другую зависимость — филогенетическую — между расами. Этого вопроса я здесь касаться не могу. Остальные восемь промеров и индексов (т. е. 61,5%) располагаются в той же закономерной географической последовательности, что и процент встречаемости пищевых компонентов. Следовательно, они должны отражать адаптацию к возрастающей с юга на север плотоядности и возрастающей с севера на юг полифагии.

Здесь мы имеем дело с промерами трех зубов, наиболее специализированных у лесной куницы: четвертый ложнокоренной и первый коренной зубы верхней челюсти и первый коренной зуб нижней челюсти. Из них один — первый коренной зуб (m^1) верхней челюсти — выполняет только функцию растирания, измельчения пищи, а два остальные, помимо основной режущей функции (dens sectorius), несут и добавочную функцию измельчения пищи. При этом степень развития первой, т. е. режущей, функции выражается степенью развития и относительными размерами режущих поверхностей вершин, а растирающая, размельчающая функция — шириной, массивностью самого зуба. Дифференцировка функций и специализация зубов здесь примитивны, как и многие черты морфологии представителей рода Martes. Третий индекс Дюерста адаптивен в отношении убывающей с севера на юг плотоядности: ширина расстановки Ramus mandibulae убывает в том же направлении. Не менее характерно и направление изменчивости индекса первого коренного зуба верхней челюсти, отражающего относительное развитие растирающей поверхности талона этого зуба. Он плавно увеличивается к северу с ростом плотоядности (табл. 4).

Не следует смущаться незначительными размерами изменчивости. Прежде всего, мы имеем дело с промерами в процентах, а ширина талона зуба по сравнению с длиной черепа — величина очень незначи-

Зубная система и пропорции нижней челюсти у взрослых самцов лесной куницы (все промеры выражены в процентах от кондило-базальной длины черепа)

Название расы	Колич. экз. в серии	Длина верхнего ряда зубов	Длина pm^4	Ширина между отростками pm^4	Индекс ширины pm^4	Индекс ширины m^1	Длина m_1	Наибольшая ширина m_1	Индекс ширины m_1	Относит. длина нижней челюсти	1-й индекс Дюерста	3-й индекс Дюерста
Martes martes martes L. . . .	15	35,1	10,0	6,4	1,53	1,39	18,5	7,3	2,53	66,5	17,4	29,6
Martes martes sabaneevi Jurg. .	23	35,3	10,0	6,5	1,53	1,38	18,8	7,2	2,61	67,4	16,7	28,5
Martes martes ruthena Ogn. .	21	35,1	10,1	6,5	1,62	1,34	19,4	7,4	2,62	67,2	16,8	28,2
Martes martes lorenzi Ogn. . .	20	33,9	10,3	6,6	1,61	1,30	19,2	7,5	2,53	65,4	17,2	25,9
Martes martes latinorum Bar.-Ham. . . . . (о. Сардиния)	1	33,9	10,2	6,7	1,64	1,37	20,9	8,6	2,3	66,5	17,7	20,0

тельная. Кроме того, эколого-морфологическая изменчивость видов рода Martes вообще невелика, у этих видов преобладают эколого-физиологические адаптации. Поэтому само направление внутривидовой изменчивости, а не амплитуда изменчивости, показывает на ее адаптивность к эколого-географическим аспектам питания. Мы имеем как бы отставание морфологических адаптаций организма куниц рода Martes.

Остановимся на относительной длине верхнего зубного ряда. Мы видим закономерно убывающий ряд в направлении с севера на юг. Однако в пределах семейства Mustelidae длина верхнего зубного ряда обычно убывает, а не увеличивается с увеличением плотоядности. Наиболее длинный зубной ряд имеют барсуки, виды р. Martes, наиболее короткий — хорьки, горностай, ласки. Внутривидовая же изменчивость этого признака у лесной куницы диаметрально противоположна. Географическая последовательность показывает, что связь с современной экологией питания несомненно есть. Приходится думать, что к адаптивности морфологических признаков нельзя подходить трафаретно и что часто действительные функции отдельных органов и их частей плохо изучены.

У отдельных родов и подродов семейства Mustelidae сокращение длины зубного ряда в связи с увеличением плотоядности связано не только с сокращением длины отдельных зубов, но и с изменениями в зубной формуле. Размеры верхнего и нижнего хищнических зубов (pm^4 и m_1) и индекс первого полностью обладают той же закономерной географической изменчивостью, параллельной географической изменчивости питания. Эти зубы несут двоякую функцию. Ширина их и ее отражающий индекс характеризуют вторую, размельчающую, перетирающую функцию, которая должна усиливаться с ростом полифагии. Поэтому здесь противоречие размеров с индексом нижнего хищнического зуба и последнего с географической изменчивостью степени плотоядности должно объясняться наличием двух функций у этого последнего, а также филогенетическими связями.

Общеизвестно, что сильное развитие в жевательном аппарате млекопитающего височной мышцы (m. temporalis) вызывает развитие на черепе костных гребней — сагиттального и затылочного. У хищников с возрастом, параллельно усилению и развитию жевательной мускулатуры, особенно височной мышцы, происходит также уменьшение величины заднеглазничного сужения черепа. Ширина скуловых дуг есть следствие степени развития жевательной мышцы (m. masseter). Известно также

(я проверил это на ряде млекопитающих Даурских степей), что в то время как у хищников более сильно развита височная мышца, а жевательная ей намного уступает, у грызунов наблюдается обратная картина. Это связано с тем, что височная мышца обеспечивает простейшие движения челюсти вверх и вниз, наподобие ножниц, жевательная же мышца (Вебер, Weber [10]) — по преимуществу движения нижней челюсти вперед и назад. Мощное развитие первой у хищников связано с ростом плотоядности, с питанием крупными животными в особенности, тогда как развитие второй связано с функцией измельчения, растирания пищи и потреблением в пищу растительных компонентов (для хищных зверей, следовательно, с полифагией).

Отсюда ясно, что внутривидовая изменчивость относительных размеров заднеглазничного сужения и ширины скуловых дуг является у особей одного пола и возраста адаптивной изменчивостью. При этом уменьшение индекса первого признака должно зависеть от степени плотоядности, а увеличение второго — от степени развития полифагии.

Серии промеров у рас лесной куницы, расположенных в географической последовательности с севера на юг, дают последовательное увеличение показателя ширины заднеглазничного сужения (табл. 5), т. е. у северных рас плотоядность выражена сильнее, чем у южных. Относительные же размеры скуловых дуг увеличиваются с севера на юг. Следовательно, искомая корреляция налицо.

Таблица 5

Относительные размеры заднеглазничного сужения и ширина скуловых дуг у лесных куниц различных рас

№ п/п	Наименование расы	Относительные размеры заднеглазничного сужения	Относительная ширина скуловых дуг
1	Martes martes martes L. . .	22,7	56,1
2	M. m. sabaneevi Jurg. . . .	22,0	56,8 *
3	M. m. ruthena Ogn.	22,0	56,4
4	M. m. uralensis Kuzn. . . .	—	56,7
5	M. m. lorenzi Ogn.	23,5	58,0

* Здесь возможно влияние гибридного происхождения данной расы.

Географическая закономерность изменчивости этих признаков выражена нечетко, но во всяком случае различия между крайними типами — лапландской и кавказской куницами — бесспорны. Рассчитывать на большее и нельзя, так как мы имеем дело не непосредственно со степенью развития этих мышц (например, в весовом выражении их), а лишь с отражением степени их относительного развития на скелете черепа.

Выявленные здесь географические закономерности в экологии питания лесной куницы вызвали и известные эколого-морфологические адаптации организма, лишний раз доказывая этим адаптивное значение многих таксономических признаков внутривидовой изменчивости.

Выводы

1. Ассортимент пищевых компонентов и соотношение между ними в пределах ареала распространения лесной куницы неоднородны и образуют ряд эколого-географических аспектов.

2. Эколого-географические аспекты питания лесной куницы отражают собой абсолютное и относительное обилие в природе их пищевых компонентов и степень их доступности (условия добычливости) в целом и для отдельных сезонов.

3. Процент встречаемости в питании лесной куницы млекопитающих в целом, птиц в целом, птиц семейства Tetraonidae и яиц птиц образует закономерно убывающий географический ряд в направлении с севера на юг.

4. Другие пищевые компоненты — мышевидные грызуны (в целом) и насекомые,— напротив, образуют по проценту встречаемости географические ряды, закономерно возрастающие в том же направлении.

5. Растительные компоненты зоны хвойных лесов (тайги) дают более высокий процент встречаемости в бесснежный период, южнее лежащих зон — в снежный период. Общий процент (в целом) их встречаемости для годичного цикла всюду неизменен. Имеется и ряд других закономерностей взаимоотношений лесной куницы со средой ее обитания, находящих отражение в экологии питания.

6. В питании лесной куницы ясно сказывается закономерное возрастание плотоядности с юга на север и обратно — возрастание полифагии с севера на юг.

7. Географическая изменчивость степени плотоядности и полифагии находит отражение во внутривидовой адаптивной изменчивости ряда морфологических признаков строения жевательного аппарата лесной куницы.

Литература

1. Григорьев и Теплов, Результаты исследования питания пушных зверей в Волжско-Камском крае, Тр. Об-ва естествоисп. Казанск. гос. ун-та, т. 6, Казань, 1939.— 2. Донауров, Теплов, Шикина, Питание лесной куницы в условиях Кавказского заповедника, Тр. Кавказского заповедника, вып. 1, М., 1938.— 3. Насимович А. А., Экология лесной куницы, Тр. Лапландского заповедника, вып. 3, М., 1948.— 4. Семенов Тянь-шанский О. И., Экология боровой дичи Лапландского заповедника, Тр. Лапландского заповедника, вып. 1, М., 1939.— 5. Теплова Е., К питанию лесной куницы, Тр. Печоро-Илычского заповедника, вып. 5, М., 1948.— 6. Юргенсон П. Б., Типология стаций лесной куницы, сб. «Вопросы экологии и биоценологии», вып. 4, Л., 1939.— 7. Юргенсон П. Б., Половой диморфизм в питании лесной куницы, Бюлл. МОИП, отд. биол., кн. 6, 1947.— 8. Duerst U., Vergleichende Untersuchungen am Skelett bei Säugern, Handbuch der biologischen Arbeitsmetoden, Abt. VII, Heft 2, 1926.— 9. Krumbiegel I., Mammalia — Säugetiere, в серии Paul Schulze, Biologie der Tiere Deutschlands, Teil 52, I. Lief., 31, Berlin. 1930.— 10. Weber M., Die Säugetiere, Bd. I, 2. Aufl., Jena, 1927.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXX 1951 ВЫП. 2

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О DREISSENA BUGENSIS (MOLLUSCA) ИЗ СИСТЕМЫ ДНЕПРА И НЕДАВНЕМ ЕЕ ПОЯВЛЕНИИ В ДНЕПРОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

П. А. ЖУРАВЕЛЬ

Днепропетровский научно-исследовательский институт гидробиологии госуниверситета

До недавнего времени Dreissena bugensis Andr. для Азовско-Черноморского бассейна указывалась только из низовья р. Южный Буг (район г. Николаева), где ее в 1890 г. обнаружил Н. И. Андрусов; он описал ее под названием Dreissena rostriformis Desh. [1]. В. И. Жадин (1931) также описывает Dreissena bugensis из низовьев Южного Буга, А. К. Макаров (1938) — из Днепробугского лимана. Позже Н. И. Андрусов выделил бугскую форму дрейссены в самостоятельный вид — Dreissena bugensis Andr. [2], но одновременно указал на ее близкое сходство с Dreissena rostriformis Desh. В настоящее время ряд авторов принимает идентичность Dreissena rostriformis Desh. и Dreissena bugensis Andr.

Как известно, Dreissena rostriformis (var. distincta) широко распространена в Каспии, где обнаружена в ряде мест еще в 1876 г. экспедицией Гримма и другими исследователями. Каспийские формы Dreissena rostriformis по сравнению с Dreissena bugensis более мелкие. Кроме того, имеются отличия и в форме их раковин. Современные каспийские Dreissena rostriformis также мельче ископаемых и полуископаемых форм, на что указывает Н. И. Андрусов.

Н. И. Андрусов (и другие исследователи) относит Dreissena rostriformis (так же как и Dreissena bugensis) к солоноватоводным формам. В. П. Колесников же указывает на ее пресноводный характер (Dreissena distincta). Среди моллюсков, переселившихся в опресненный Апшеронский бассейн из рек и озер, он описывает также и Dreissena distincta Andr. [5].

Нижняя часть Ингульца. В августе 1940 г. на участке от устья Ингульца до района ж.-д. станции Снигиревка (протяженность около 100 км по течению от устья) была обнаружена Dreissena bugensis Andr. Во время осенней поездки по нижнему Ингульцу в 1948 г. мы ее также встречали в указанном районе, причем местами этот моллюск встречался в значительных количествах.

Например, дно фарватера в предустьевом участке (в районе сел Никольского и Садового) состоит из скоплений Dr. bugensis с примесью Dr. polymorpha.

Среди скоплений дрейссен в изобилии находят себе пристанище различные амфиподы и другие организмы. Из фауны лиманного комплекса в нижней части Ингульца (до района ж.-д. станции Снигиревка) обнаружены следующие организмы: полихеты — Hypania invalida, Hypaniola kowalewskyi; ракообразные — Amathillina cristata, Corophium

nobile, Corophium chelicorne, Corophium robustum, Mesomysis kowalewskyi, Limnomysis benedeni, Pterocuma rostrata; моллюски — Micromelania lincta, Theodoxus pallasi, Caspia gmelini, Monodacna colorata; рыбы — Benthophilus stellatus, Syngnathus nigrolineatus и др.

Раковины Dreissena bugensis из нижнего Ингульца имеют следующие размеры: длина — 30 мм, ширина — 18 мм, толщина — 15 мм.

Дрейссены имеют близкое сходство с таковыми из Южного Буга. Как упоминалось выше, Dreissena bugensis из Южного Буга имеет ряд отличий от каспийской Dreissena rostriformis.

Днепровское водохранилище. Если в нижней части р. Ингульца Dreissena bugensis имеет, очевидно, очень давнее распространение, то ее появление в Днепровском водохранилище относится к совсем недавнему времени (1941 г.), так как и само Днепровское водохранилище существует недавно.

Впервые отдельные створки Dreissena bugensis были обнаружены летом 1944 г. в низовье (тогда еще разрушенного) водохранилища (дночерпательные пробы в заливе Вильнянка). Мы объяснили тогда появление Dreissena bugensis занесением ее сюда на судах из лиманных и прилиманных участков Днепра в начале Отечественной войны [4].

В мае 1946 г. в районе поселка Павло-Кичкаса при драгировке на глубине 20 м мы нашли этого моллюска в живом виде. В это время нами было собрано много раковин этого моллюска вне воды и прослежено его распространение вверх по водохранилищу до с. Федоровки. Наше определение этих раковин любезно проверил В. И. Жадин. Раковины Dreissena bugensis принадлежали особям различного возраста. Их изучение показало, что за один вегетационный период моллюски в водохранилище достигают следующих размеров: длина — 21 мм, ширина — 12 мм, толщина — 10 мм; раковины моллюсков двухлетнего возраста достигают следующих размеров: длина — 28 мм, ширина — 16 мм, толщина — 15 мм; раковины особей трехлетнего возраста достигают 32 мм длины. Раковины Dreissena bugensis прикрепляются к субстрату менее прочно, нежели таковые Dreissena polymorpha, в связи с меньшей прочностью их биссуса.

Данные о размерах раковин Dreissena bugensis из Днепровского водохранилища свидетельствуют о ее пышном росте и развитии. Это доказывает, что при наличии других благоприятствующих факторов в водоеме (соответствующих глубин, благоприятного кислородного режима, наличия субстрата и достаточной пищи) данный моллюск может развиваться и в воде с пониженной (по сравнению с лиманными или предлиманными условиями) минерализацией, какой является вода Днепровского водохранилища

В водохранилище образовались иные по сравнению с исходными водоемами условия, несколько напоминающие условия лиманов южнорусских рек, обеспечивающие возможность обитать в нем и развиваться в заметных количествах и таким организмам, которые отсутствовали в исходных водоемах или же имели в них незначительное развитие.

Dreissena bugensis относится к организмам лиманного комплекса (каспийского типа), и то, что этот моллюск хорошо развивается в Днепровском водохранилище, указывает, что и ряд других представителей из этого комплекса — полихеты амфаретиды, ряд ракообразных — мизиды, кумацеи и др.— может найти здесь (и в других водохранилищах юго-востока Украины) подходящие для обитания условия, занять недонаселенные места и стать дополнительными кормовыми для рыб объектами [4]. Это должно быть учтено при опытах по улучшению кормности водохранилищ юго-востока Украины путем введения в них некоторых представителей фауны беспозвоночных лиманного комплекса.

Дрейссен (Dreissena polymorpha и Dreissena bugensis) не следует рекомендовать для введения в водохранилища из-за их вредного дей-

ствия на гидросооружения; наоборот, необходимо разработать систему мероприятий к недопуску их в водохранилища (до выработки эффективных способов борьбы с ними на гидросооружениях).

Литература

1. Андрусов Н. И., Dreissena rostriformis в р. Буге, Вестн. естествознания, № 6, 1890.— 2. Андрусов Н. И., Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии, Тр. Петерб. об-ва естествоисп., отд. геол. и минерал., т. XXV, 1897.— 3. Жадин В. И., Пресноводные моллюски СССР, ОГИЗ, 1933.— 4. Журавель П. А., Об увеличении естественных кормовых ресурсов в пресноводных водоемах, Природа, № 9, 1946.— 5. Колесников В. П., К вопросу о происхождении каспийских моллюсков, ДАН СССР, т. XXV, № 5, 1939.

К ВОПРОСУ ОБ ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ КОПРОБИОНТНЫХ ЭКЗОФИЛЬНЫХ ВИДОВ СИНАНТРОПНЫХ МУХ

М. Н. СУХОВА

Отдел паразитологии и медицинской зоологии (зав.— акад. Е. Н. Павловский) Института эпидемиологии и микробиологии им. акад. Гамалея (дир.— член-корр. АМН СССР В. Д. Тимаков) АМН СССР

Комнатная муха Musca domestica L. является почти единственным видом синантропных мух, которому в медицинской практике уделяется внимание как переносчику кишечных инфекций и глистных инвазий человека. Мухам же экзофильных видов такого значения обычно не придавали. За последние годы накопился материал по экологии экзофильных представителей семейств Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae, собранный разными авторами в различных географических пунктах Союза. Этот материал заставляет по-новому оценить связи между человеком и многими распространенными в населенных пунктах экзофильными видами синантропных мух. Фауна синантропных мух населенных пунктов в значительной степени слагается из представителей перечисленных выше семейств.

В дикой или слабо освоенной человеком природе развитие личинок мух последних двух семейств происходит преимущественно в разлагающихся трупах позвоночных животных (представители родов Calliphora, Lucilia, Sarcophaga, Bellieria и др.). В условиях населенных пунктов, где в результате жизнедеятельности человека создаются скопления бытовых отбросов и фекалий животных и людей, многие представители мясных видов мух оказываются приспособленными к развитию как в трупах животных, так и в относительно богатых соединениями азота человеческих фекалиях (например, Calliphora erythrocephala Meig., Lucilia sericata Meig., Lucilia illustris Meig., Bellieria melanura Meig. и многие другие).

Несомненно, что адаптация к развитию в этом субстрате способствует поддержанию численности популяций мух мясных видов в населенных пунктах, где возможности для выплода из трупов животных, естественно, ограничены. Особо благоприятные условия складываются для развития видов мух, приспособившихся к выплоду из значительных скоплений нечистот; мухи некоторых видов часто почти вовсе утратили способность выплаживаться из других субстратов, как, например, Chrysomyia megacephala Fabr., Calliphora uralensis Vill. Мухи этих видов доминируют по численности среди прочих видов экзофильных мух, встречающихся в населенных пунктах; например, в большом городе средней полосы европейской части СССР C. uralensis составляет около

50% всего количества мух, отлавливаемых на открытых стациях (Сухова, Сметлева, Тетеровская, 1950). Это относится и к Chrysomia megacephala в условиях Квантунского полуострова (Сухова, 1947).

Представляется вероятным, что по мере приспособления к синантропному образу жизни, у мясных мух шла адаптация к развитию в фекалиях человека. Следует отметить, что у отдельных представителей семейства Muscidae, являющихся преимущественно хищниками в личиночной фазе (Ophyra leucostoma Wied. и др.), также наблюдается специализация к развитию в этом субстрате. Синантропность мух копробионтных видов сказывается не только в выборе специфичного субстрата, служащего местом развития личиночной фазы, но и в характере питания взрослого насекомого. Копробионтные виды мух источниками питания имеют, помимо пищевых продуктов, также фекалии. Особо привлекают мух сахаристые и бродящие вещества — ягоды, фрукты, виноград, сладкие печенья, варенье, мороженое, продающиеся в открытых киосках и на открытых прилавках рынков. Через посредничество этих мух подвергается массивному фекальному загрязнению кустарниковая, травянистая и огородная растительность, с которыми часто соприкасаются и взрослые, и дети (C. uralensis — в средней полосе европейской части СССР, O. leucostoma — на Дальнем Востоке и др.). Высокая степень синантропности, приближающаяся к таковой комнатной мухи, проявляется у видов, перешедших в естественных условиях к выплоду исключительно из faeces человека.

C. uralensis, Chr. megacephala, залетая в жилые помещения, ползают по стенам, садятся на съестные продукты; при значительном обилии в природе могут массами покрывать занавеси окон, оконные стекла.

Естественно, что в связи с расширением знаний об экологии мух копробионтных видов встает вопрос об их значении в распространении в первую очередь бактериальных кишечных заболеваний. На это указывали Зимин (1940) и особенно Змеев (1944). Фактические данные по этому вопросу весьма ограничены. 8% мух Chr. megacephala, исследованных Хоу (How) в Манчжурии, были носителями микробов дизентерии. В условиях эксперимента C. uralensis, C. erythrocephala, M. stabulans, O. leucostoma способны сохранять и выделять в окружающую среду микробы дизентерии Hiss-Flexner в течение 2—3 суток после заражения (Дыхно и Сухова). Работами преимущественно корейских авторов установлено спонтанное носительство мухами Chrysomyia sp., Sarcophaga sp., Lucilia sp. жизнеспособных цист Entamoeba histolytica и других кишечных простейших, а также яиц паразитических червей. 13% C. uralensis, выловленных в помещении завода фруктовых вод, содержали в кишечнике яйца аскарид и других паразитических червей (Сухова и Талызин, 1948).

За последние годы получены данные, дающие основание считать мух копробионтных видов (особенно семейства Calliphoridae) возможными переносчиками полиомиелита. Установлено спонтанное носительство вируса мухами, выловленными в очагах заболеваний в США. Экспериментальными исследованиями доказано, что вирус полиомиелита сохраняется жизнеспособным в организме C. uralensis, C. erythrocephala, M. stabulans, O. leucostoma, P. terrae-novae в течение от 5 до 10 суток (Левкович и Сухова, 1949).

Из изложенного материала следует, что мухи копробионтных экзофильных видов являются несомненно эпидемиологически опасными, особенно в очагах кишечных заболеваний. Между тем способы борьбы с ними мало разработаны. Проводимая в настоящее время санитарными организациями борьба с мухами путем выборочной обработки помещений и тотальной обработки мест выплода препаратами ДДТ приводит к уничтожению в населенных пунктах комнатной мухи, но не мух экзофильных видов.

Решающую роль в борьбе с копробионтными видами мух должно иметь санитарное содержание мест сбора и вывоза нечистот. Необходимо изыскание новых эффективных, удобных для применения ларвицидов.[1] Разработка методики проведения борьбы с мухами экзофильных видов в населенных пунктах имеет серьезное значение в деле оздоровления и благоустройства населенных пунктов.

К ВОПРОСУ О ХИЩНИКАХ И ПАРАЗИТАХ ВРЕДНОЙ ЧЕРЕПАШКИ

А. Г. ТРЕМЛЬ и Е. И. БАТКИНА

Украинский научно-исследовательский институт агролесомелиорации и лесного хозяйства и Харьковский государственный университет им. Горького

Роль яйцепаразитов как одного из основных факторов, контролирующих численность вредной черепашки, общеизвестна. Ряд авторов, как, например, Передельский [2], Радзиевская [3], указывают при этом, что обычно наблюдаемая слабая зараженность яиц в начальный период яйцекладки снижает значение яйцепаразитов.

При проведении работы на Владимировской опытной станции (Николаевская обл.) нами отмечены следующие виды яйцепаразитов: Microphanurus semistriatus Nees, Microphanurus vassiljevi Mayr, Dissolcus rufiventris Mayr (определение С. Д. Заборовой) и их сверхпаразиты Oencyrtus telenomicida Vass (определение И. Н. Никольской).

Яйцепаразиты, не игравшие в 1947 г. сколько-нибудь заметной роли, заразили в 1948 г. в целом за весь период яйцекладки значительную часть отложенных черепашкой яиц. Однако массовое заражение яиц черепашки наблюдалось лишь в конечный период яйцекладки, тогда как более ранние кладки были заражены в сравнительно небольшой степени (табл. 1).

Таблица 1

Дата сбора яиц	Число яиц в пробе	Соотношение в %		
		отродились нимфы черепашки	вывелись паразиты	не развились
10—12.V	324	82,4	8,9	8,7
15—17.V	274	83,6	12,4	4,0
22—27.V	442	76,0	23,3	0,7
1—4.VI	164	23,2	75,0	1,8
8—12.VI	160	26,2	63,8	10,0
22.VI	201	0	93,0	7,0

Учеты зараженности яиц черепашки паразитами проводились путем периодических сборов яиц на посевах с последующим содержанием их в садках.

В 1949 г. с той же целью была применена отметка вешками на посевах свежеотложенных кладок с последующими наблюдениями за ними на месте. Зараженные кладки помещались в садки незадолго до вылета

---

[1] В последнее время показана возможность радикального уничтожения личинок мух в выгребах уборных препаратами гексахлорана (Сухова и Корнеева, Морозова, 1950).

паразитов. Оказалось, что в истреблении яиц черепашки значительную роль играют не только яйцепаразиты, но и хищные насекомые. Значение последних явно недооценивается. Ряд авторов (Передельский [2], Радзиевская [3], Рубцов [4]) отводят хищным насекомым как фактору снижения численности черепашки одно из последних мест. Вопрос об истреблении хищниками яиц черепашки большинство авторов вообще не затрагивает. Лишь Радзиевская [3] приводит литературные данные о высасывании яиц черепашки клещами Trombidium, а Арнольди [1], ссылаясь на наблюдения Передельского, упоминает о поедании яиц вредной черепашки муравьями.

В 1949 г. мы также наблюдали отдельные случаи истребления яиц черепашки личинками Chrysopa sp. и жуками Dolichosoma similis Rossi.

В 1949 г. при наблюдениях за кладками яиц черепашки на посевах оказалось, что значительная часть кладок съедается нацело. Одновременно бросалось в глаза значительное количество коровок, в основном 7-точечных Coccinella septempunctata L. и 14-точечных Coccinula quatuordecimpustulata L., оживленно ползавших по растениям озимой пшеницы при полном отсутствии на них тлей. Позднее, с появлением тлей на дикой растительности, количество коровок на посевах значительно снизилось, но в это время появились в массе жуки Dolichosoma similis. Опыты с кормлением жуков-коровок и долихосом яйцами вредной черепашки дали положительные результаты.

Полученные данные о совместной деятельности яйцепаразитов и хищников представлены в табл. 2.

Таблица 2

Дата отметки кладок	Число яиц в учете	Соотношение в %		
		отродились нифмы черепашки	заражены паразитами	уничтожены хищниками
12—15.V	864	21,1	30,3	48,6
16—20.V	336	33,3	25,0	41,7
21—25.V	854	31,1	26,2	42,7
26—30.V	546	11,7	42,1	46,2
2—4.VI	421	4,5	41,3	54,2
6—21.VI	—	0	100	

Следовательно, уже в начальный период яйцекладки паразитами и хищниками было уничтожено до 65—80% отложенных черепашкой яиц.

Яйцекладка вредной черепашки продолжалась до 20—22 июня и на посеве постоянно наблюдались самки с развитыми яичниками, наполненными готовыми к откладке яйцами. Однако хищники и паразиты настолько активизировались, что уже в первой пятидневке июня стало невозможно найти свежие, непораженные кладки. Откладываемые черепашкой яйца тотчас поедались или заражались яйцепаразитами.

Возможно, что яйца черепашки поедались и другими хищными насекомыми, в частности мелкими жужелицами — Harpalidae, в ночное время.

В 1948 г. осталась неясной причина полного отсутствия на посевах кладок яиц в период с 5 до 20 июня, при наличии заметного количества вполне нормальных самок черепашки. Самки, собранные на поле и помещенные в садки, вскоре откладывали яйца. Возможно, что и в прошлом году хищники играли в истреблении яиц черепашки немаловажную роль.

Метод учета паразитирования сбором яиц с последующим содержанием их в садках дает пониженные показатели, так как часть собирае-

мых свежеотложенных яиц могла бы быть заражена паразитами позднее. Более того, использование этого метода дает ложное представление о судьбе кладок. Так, в случае недооценки хищников мы в 1949 г. получили бы для первых кладок 69,7% яиц, давших нимф черепашки, вместо истинных 21,1%.

В описываемом нами случае паразиты и хищники явились одним из первостепенных факторов снижения численности вредной черепашки. Однако было бы ошибкой делать отсюда вывод, что хищники и паразиты — единственный решающий фактор, контролирующий численность черепашки.

Литература

1. Арнольди К. В., Вредная черепашка в дикой природе Средней Азии, сб. «Вредная черепашка», т. I, Изд-во АН СССР, М., 1947.— 2. Переделький А. А., Биологические основы теории и практики борьбы с вредной черепашкой, сб. «Вредная черепашка», т. II, Изд-во АН СССР, М., 1947.— 3. Радзиевская С. Б., Клопы черепашки и меры борьбы с ними, Сельхозгиз, М., 1941.— 4. Рубцов И. А., Биологический метод борьбы с вредными насекомыми, Сельхозгиз, М., 1948.

СОДЕРЖАНИЕ

Краткие сообщения

Редактор академик *Е. Н. Павловский*

Т-00070 Подписан к печати 29. III. 1951 г. Тираж 3500 экз. Зак. 934

Форм. бум. $70 \times 108^{1}/_{16}$ Бум. лист. 3 Печ. л. 8,22+1 вкл. Уч.-изд. л. 9,3

2-я типография Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 9 руб.